

SÉRIE A, N° 730
N° D'ORDRE
1499

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Edmond ROSÉ

1^{re} THÈSE. — ÉNERGIE ASSIMILATRICE CHEZ LES PLANTES CULTIVÉES
SOUS DIFFÉRENTS ÉCLAIREMENTS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *9 mai* **Avril 1913**, devant la Commission d'examen

MM. Gaston BONNIER..... *Président.*

MICHEL.....
HÉROUARD..... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, 120

1913

SÉRIE A, N° 730

N° D'ORDRE

1499

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Edmond ROSÉ

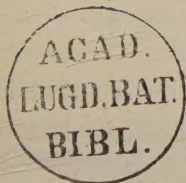
1^{re} THÈSE. — ÉNERGIE ASSIMILATRICE CHEZ LES PLANTES CULTIVÉES
SOUS DIFFÉRENTS ÉCLAIREMENTS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *9 mai* **Avril 1913**, devant la Commission d'examen

MM. Gaston BONNIER *Président.*

MICHEL
HÉROUARD } *Examineurs.*



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, 120

1913

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen.....	P. APPELL, <i>Professeur.</i>	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
Doyen honoraire.....	G. DARBOUX. —	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires..	{ Ch. WOLF. J. RIBAN.	
	LIPPMANN.....	Physique.
	BOUTY.....	Physique.
	BOUSSINESQ.....	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD.....	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	Yves DELAGE.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	Gaston BONNIER.....	Botanique
	DASTRE.....	Physiologie.
	KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN.....	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER.....	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseign ^t P. C. N.).
	JANET.....	Physique.
	WALLERANT.....	Minéralogie.
	ANDOYER.....	Astronomie.
	PAINLEVÉ.....	Mécanique rationnelle.
Professeurs.....	HAUG.....	Géologie.
	HOUSSAY.....	Zoologie.
	H. LE CHATELIER...	Chimie.
	Gabriel BERTRAND...	Chimie biologique.
	Mme P. CURIE.....	Physique générale.
	CAULLERY.....	Zoologie, évolution des êtres organisés.
	C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie.
	Émile BOREL.....	Théorie des fonctions.
	MARCHIS.....	Aviation.
	Jean PERRIN.....	Chimie physique.
	G. PRUVOT.....	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	ABRAHAM.....	Physique.
	MATRUCHOT.....	Botanique.
	CARTAN.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	Cl. GUICHARD.....	Mathématiques générales.
	N.....	Application de l'Analyse à la Géométrie.
	N.....	Histologie.
	PUISEUX.....	Mécanique et astronomie.
	LEDUC.....	Physique.
	MICHEL.....	Minéralogie.
	HEROUARD.....	Zoologie.
	Léon BERTRAND.....	Géologie.
	Rémy PERRIER.....	Zoologie (Enseign ^t P. C. N.).
Professeurs adjoints.....	MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
	COTTON.....	Physique.
	LESPIEAU.....	Chimie.
	GENTIL.....	Pétrographie.
	SAGNAC.....	Physique (Enseign ^t P. C. N.).
	PEREZ.....	Zoologie, évolution des êtres organisés.
Secrétaire.....	D. TOMBECK.	

ÉNERGIE ASSIMILATRICE CHEZ LES PLANTES CULTIVÉES SOUS DIFFÉRENTS ÉCLAIREMENTS

Par Edmond ROSÉ

INTRODUCTION

Différents auteurs se sont occupés soit de la structure, soit de l'énergie assimilatrice de plantes ou de feuilles développées à des intensités lumineuses différentes. La plus grande partie des travaux entrepris dans cette voie jusqu'à ces temps derniers comportaient des expériences effectuées à des éclairagements peu nombreux, généralement deux, et d'intensités très éloignées : ombre et soleil.

Dans un travail récent, Raoul Combes (1) a repris l'étude de l'action de la lumière chez les plantes, en se servant d'intensités lumineuses intermédiaires allant du soleil à l'ombre très épaisse ; il a ainsi constaté les modifications de structure, non seulement chez la plante adulte, mais aussi chez cette même plante aux différents stades de son développement. Il a mis en évidence la notion de variation des optima lumineux ; ces optima sont variables non seulement avec les espèces, mais, dans une même espèce, aux différents stades du développement de l'individu.

Le but de ce travail est d'étudier et de comparer les variations de l'énergie assimilatrice pour des feuilles développées à une série d'intensités lumineuses différentes et de mettre en

(1) RAOUL COMBES, Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement (*Ann. des Sc. nat. botanique*, 9^e série, t. XI).

évidence les relations existant entre ces variations et celles qui se produisent dans la structure anatomique de ces organes.

J'ai utilisé les dispositifs si pratiques imaginés par Raoul Combes, au moyen desquels on obtient — à partir de la lumière solaire directe — une série décroissante d'intensités lumineuses.

Le Plan suivi dans ce travail est le suivant :

Après un court exposé des recherches principales qui ont eu pour but d'étudier les relations existant entre la structure anatomique et la fonction assimilatrice chez des feuilles de végétaux développés dans des conditions différentes d'éclairement, se trouvent indiqués les procédés employés pour réaliser les cultures à des intensités lumineuses différentes et pour déterminer les valeurs relatives de ces intensités.

Un premier chapitre est consacré à l'étude des variations de la substance fraîche et de la substance sèche des plantes, des caractères morphologiques internes ou externes des feuilles ainsi que de la plante entière, et enfin à l'étude de la variation de la concentration de la chlorophylle dans les feuilles.

Dans un second chapitre sont décrits la méthode et les appareils utilisés pour l'étude physiologique qui constitue la partie principale de ce travail.

L'exposé des recherches relatives à l'énergie assimilatrice commence par l'étude des valeurs comparées de l'assimilation des différentes feuilles *aux différents éclairéments* sous lesquels elles se sont développées. Cette partie fait l'objet du chapitre III.

Dans le chapitre IV a été étudiée l'assimilation à *un même éclairément* intense de feuilles développées sous *différents éclairéments*; l'éclairément employé pour l'assimilation de ces feuilles a été *la lumière solaire directe*.

Les expériences ont porté sur les deux espèces végétales suivantes : *Pisum sativum* et *Teucrium Scorodonia*; la manière d'être particulière de ces deux espèces est ainsi mise en évidence dans les chapitres III et IV.

Le chapitre V a été réservé à l'exposé d'expériences complémentaires destinées à mettre en relief certaines relations existant entre l'énergie assimilatrice d'une feuille et sa structure.

En particulier, l'énergie assimilatrice de feuilles développées à un éclaircissement différent est mesurée sous l'intensité lumineuse représentant l'éclaircissement le plus faible auquel une de ces feuilles s'est développée.

Ce mémoire se termine par un résumé des résultats obtenus et l'exposé des conclusions auxquelles ces résultats peuvent conduire.

Les recherches qui font l'objet de ce travail ont été effectuées au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau. Je me fais un plaisir d'adresser à M. Gaston Bonnier, Directeur de ce laboratoire, l'hommage de ma reconnaissance pour son aimable accueil et les précieux conseils qu'il m'a prodigués. Je prie M. Léon Dufour, Directeur adjoint, d'agréer tous mes remerciements pour la sympathie qu'il m'a témoignée et son aide obligeante de chaque jour.

Je dois aussi des remerciements particuliers à M. Urbain, professeur à la Sorbonne, qui m'a très aimablement facilité les recherches de colorimétrie qui se trouvent exposées dans une partie de ce travail. Enfin mon ami M. Raoul Combes me permettra de lui dire ici combien j'ai été sensible à l'aimable empressement qu'il a mis à me faire profiter de son expérience de la question et des nombreux renseignements qu'il m'a fournis même au plus fort de ses occupations et recherches personnelles.

HISTORIQUE

Dans sa thèse « Détermination des intensités lumineuses optima, pour les végétaux aux divers stades du développement », Raoul Combes a fait un historique remarquablement complet de l'influence de la lumière sur les végétaux, tant au point de vue de la morphologie qu'à celui des fonctions physiologiques.

Nous ne referons pas ici cet historique et noterons simplement, pour le sujet qui nous occupe, que les premières recherches faites par Stahl et les autres botanistes allemands ont mis en évidence les différences anatomiques qui se manifestent chez les végétaux suivant qu'ils se développent au soleil ou à l'ombre; mais dans ces conditions, d'ailleurs réalisées

dans la nature, deux facteurs au moins interviennent : l'intensité lumineuse et l'état hygrométrique.

Léon Dufour (1), dans ses expériences, a isolé le facteur lumière ; ce facteur seul variait, les autres conditions restant toutes égales. Il disposait de deux intensités lumineuses, la lumière solaire directe et la lumière diffuse existant à l'ombre d'un écran.

Une coupe transversale de feuille de fraisier par exemple, développée au soleil, comparée à une même feuille développée à l'ombre, montre une épaisseur totale plus grande, un tissu palissadique plus développé, des fibres et vaisseaux du bois plus nombreux, la cuticule de l'épiderme plus épaisse, les stomates plus nombreux.

D'une façon générale tous les tissus sont plus différenciés au soleil qu'à l'ombre et le trait caractéristique des feuilles formées au soleil est le grand développement de l'appareil chlorophyllien. Telles sont les conclusions de Léon Dufour.

Quittant le point de vue anatomique pour la physiologie, Gêneau de Lamarlière (2) a comparé la valeur de l'assimilation chlorophyllienne à une même intensité lumineuse et à une même température chez des feuilles développées à l'ombre et au soleil.

Il a conclu que la valeur de l'assimilation chlorophyllienne des feuilles développées en pleine lumière est toujours plus grande que celle des feuilles développées à l'ombre.

On trouve dans l'ouvrage de Griffon (3) sur l'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes, après l'analyse des travaux de Lamarlière, la phrase suivante : « Ajoutons que cette question si importante des optima de lumière pour le phénomène assimilateur a besoin d'être repris. Il faudrait pouvoir disposer facilement d'intensités lumineuses variées et définies, afin de faire un grand nombre d'expériences très

(1) LÉON DUFOUR, Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles (*Ann. des Sc. natur.*, 7^e série, t. V, 1887).

(2) GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil (*Revue génér. de botanique*, t. IV).

(3) L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. Collection scientifique. Georges Carré et C. Naud, éditeurs.

précises et d'étendre les recherches à des représentants de tous les types biologiques végétaux. »

Les recherches qui suivent répondent en partie aux desiderata de Griffon. Le dispositif de Raoul Combes, qui a été utilisé ici, donne en effet des intensités lumineuses variées; d'autre part, nous verrons que nous avons cherché à définir ces intensités; enfin nous avons fait un certain nombre d'expériences et si nous nous sommes limité à deux espèces végétales, ces espèces représentent deux types biologiques différents.

TECHNIQUE DES CULTURES

DESCRIPTION DES TENTES ABRIS.

La technique employée pour la culture à des intensités lumineuses différentes est, nous l'avons dit, celle de Raoul Combes (1). Elle consiste essentiellement dans l'emploi de tissus à mailles plus ou moins serrées et à fils plus ou moins gros qui arrêtent de la lumière solaire une quantité proportionnelle à la petitesse des mailles et à la grosseur des fils.

Ces tissus sont appliqués sur une charpente en bois et l'ensemble constitue des abris à l'intérieur desquels les cultures peuvent être effectuées. Une disposition ingénieuse permet la libre circulation de l'air, tout en empêchant l'arrivée de toute lumière directe non atténuée.

On a réalisé ainsi, y compris la lumière solaire, cinq degrés d'éclairement.

Quelle est l'intensité lumineuse qui parvient sous chacun des abris? Raoul Combes l'a mesurée au moyen du photomètre de Vidalet comparée à celle de la lumière qui traverse une lame de verre de 5 millimètres d'épaisseur. Il appelle α la lumière absorbée par cette lame de verre et trouve que les quatre toiles employées arrêtent respectivement les quantités de lumière suivantes :

56 α pour la toile aux mailles les plus serrées;

22 α pour la deuxième toile;

16 α pour la troisième toile;

2 α pour la toile aux mailles les plus lâches.

(1) *Loc. cit.*

Représentons l'éclairement direct fourni par la lumière solaire par le chiffre romain V, nous aurons, par l'emploi de ces toiles, les éclairagements suivants :

$$\begin{aligned} \text{I} &= \text{V} - 36 \alpha \\ \text{II} &= \text{V} - 22 \alpha \\ \text{III} &= \text{V} - 16 \alpha \\ \text{IV} &= \text{V} - 2 \alpha \\ \text{V} &= \text{lumière solaire directe.} \end{aligned}$$

Par l'emploi de la technique qui vient d'être rappelée, les facteurs température et humidité sont conservés identiques sous les divers éclairagements, et cela rigoureusement pour les quatre premiers éclairagements (les seuls employés) ainsi qu'en peuvent faire foi les chiffres consignés dans le tableau ci-dessous.

Pour dresser ce tableau, des observations de la température et de l'état hygrométrique ont été faites de la manière suivante : chaque jour et trois fois par jour, à 8 heures, 12 heures et 18 heures, nous avons pris sous chaque abri la température et l'état hygrométrique. Les chiffres observés et inscrits ont été totalisés à la fin de chaque mois et les totaux divisés par le nombre de jours du mois; nous avons ainsi obtenu des moyennes pour chaque mois et pour chaque abri aux différentes heures d'observation.

Moyenne de la température et de l'état hygrométrique pendant les mois de juin et juillet.

MOIS et HEURES d'observation.	TEMPÉRATURE					ÉTAT HYGROMÉTRIQUE					
	ÉCLAIREMENTS					ÉCLAIREMENTS					
	I.	II.	III.	IV.	V.	I.	II.	III.	IV.	V.	
Juin... {	8 heures.	16,0	17 »	17,1	17,3	17,8	91	92	91	89	88
	12 heures.	19,8	20,9	20,6	20,8	20,9	88	85	84	83	82
	18 heures.	18,7	20 »	19,4	19,7	19,1	89	88	87	85	84
Juillet. {	8 heures.	17,2	17,1	17,2	17,6	17,6	89	89	88	87	87
	12 heures.	20,4	20,6	20,9	21,2	20,7	84	83	78	78	78
	18 heures.	18,4	18,8	18,9	18,7	18,2	87	87	85	85	86
Totaux....	110,5	114,4	114,1	115,3	114,3	528	524	513	507	505	
Moyenne de la journée pour les 2 mois considérés.	18,4	19,1	19 »	19,2	19,1	88	87,3	85,5	84,5	84,2	

Ce sont ces moyennes qui sont inscrites pour juin et juillet 1910. De plus, nous les avons totalisées et nous en avons tiré pour les deux mois d'observations une sorte de moyenne de la température et de l'état hygrométrique de la journée.

Aux données apportées par ce tableau, il faut ajouter le nombre des journées ensoleillées; elles ont été seulement de treize en juin et de douze en juillet. Cette faible proportion de journées ensoleillées s'est continuée jusqu'au 15 août, c'est-à-dire pendant toute la durée du développement des plantes en expérience. La lumière totale reçue a donc été notablement inférieure à celles des années moyennes et il faut tenir compte de ce fait dans l'interprétation des résultats qui seront rapportés.

VALEUR DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE SOUS LES DIFFÉRENTES TOILES
EN FONCTION DE LA LUMIÈRE SOLAIRE REÇUE.

En représentant les valeurs des éclairéments sous les différentes toiles par les expressions :

$$\begin{aligned}\beta &= 56 \alpha \\ \beta &= 22 \alpha \\ \beta &= 16 \alpha \\ \beta &= 2 \alpha\end{aligned}$$

et β pour les plantes cultivées à la lumière solaire directe (expressions dans lesquelles β est une valeur variable et α une constante, et où β n'est pas exprimable en fonction de α), il n'est possible de connaître ni les valeurs absolues de chacun de ces éclairéments, ni leurs valeurs relatives par rapport à l'un d'entre eux. Il y a là cependant une notion importante à acquérir, notion qui nous fixerait entre autres sur les écarts de lumière qu'une plante donnée peut accepter, sur sa capacité d'adaptation à une variation de lumière.

C'est grâce à l'extrême obligeance de M. L. Dufour, directeur adjoint du laboratoire de Fontainebleau, que j'ai pu aborder avec fruit cette partie de mon travail.

La technique employée a été celle établie par Wiesner et exposée en détail dans son ouvrage « *Lichtgenuss der Pflanzen* (1) ».

(1) WIESNER, I. v. Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuss der Pflanzen Wien (*Sitzb. Akad.*), 1911.

Voici, en quelques mots, en quoi elle consiste.

La méthode de Wiesner est basée sur la loi de Bunsen et Roscoë :

Pour des noircissements égaux de deux papiers photographiques identiques exposés à deux lumières différentes, les intensités des deux lumières sont inversement proportionnelles aux durées des expositions :

$$\frac{I}{I'} = \frac{t'}{t} \quad \text{d'où} \quad I' = \frac{It}{t'}$$

Si l'on fait $I = 1$ et $t = 1$, on a : $I' = \frac{1}{t'}$ et, dans le cas de t seulement égal à l'unité, on a :

$$I' = \frac{1}{t'};$$

ce qui représente que la valeur d'une intensité lumineuse donnée I' est égale à celle d'une autre intensité lumineuse I — représentée par un noircissement donné acquis en une seconde — divisée par le temps t' que le papier photographique exposé à l'intensité lumineuse I' aura mis à acquérir ce même noircissement. C'est cette dernière formule qui sera appliquée dans les déterminations d'intensité lumineuse que nous aurons à effectuer.

D'autre part $I = 1$ est l'unité d'intensité lumineuse; c'est l'intensité nécessaire pour produire en une seconde, sur un papier photographique dit normal, un ton appelé ton normal.

Elle représente très sensiblement la lumière totale du jour à midi par un ciel non couvert, à Vienne, dans les premiers jours de mai.

Le papier normal est le papier photographique ordinaire successivement trempé, à l'abri de la lumière, d'abord dans une solution à 3 p. 100 de chlorure de sodium, puis dans une solution d'azotate d'argent à 12 p. 100.

Le ton normal est d'une préparation beaucoup plus délicate, il est obtenu par un mélange intime d'oxyde de zinc chimiquement pur et de noir de fumée le plus pur possible. Le tout, dit Wiesner, forme une fine poudre grise que l'on incorpore à de la gélatine et que l'on étend sur un mince carton blanc.

Au moyen de ce ton normal et en appliquant les formules citées plus haut, on peut exprimer par des chiffres les intensités lumineuses chimiques et ainsi obtenir une série d'autres tons d'intensités déterminées. Ces divers tons constitueront une échelle d'intensités lumineuses; on pourra y choisir le terme de comparaison favorable pour la détermination que l'on aura à effectuer.

Pour déterminer une intensité lumineuse il faut :

Un chronomètre;

Un petit appareil spécial, mais de fabrication facile, appelé insolateur ;

Une série de tons sur carton d'intensités déterminées ;

Du papier photographique spécialement préparé.

Muni de ce matériel, nous avons procédé de la façon suivante :

Dans la chambre noire, le papier photographique était découpé en bandes ayant 1 centimètre de largeur et 4 à 5 centimètres de longueur. Ces bandes étaient introduites dans l'insolateur entre deux tons appropriés d'intensités différentes. Le tout, maintenu à l'abri de la lumière, était porté au point où l'on voulait mesurer l'intensité lumineuse. A ce moment l'appareil était découvert, le papier sensible atteignait la teinte du ton le plus faible, puis celle du ton le plus fort ; le chronomètre donnait les temps après lesquels ces divers tons étaient obtenus. En appliquant la formule $I' = \frac{I}{t'}$ on obtenait l'intensité lumineuse cherchée.

L'emploi de deux tons pour mesurer une intensité lumineuse, présente l'avantage d'offrir une vérification :

En effet, l'intensité représentée par les deux tons, divisée par les temps respectifs nécessaires pour les obtenir, doit donner sensiblement le même nombre, c'est-à-dire la valeur de l'intensité lumineuse au point considéré.

Le choix des tons pour la mesure d'une intensité lumineuse doit être fixé par la valeur approximative de l'intensité à mesurer; on emploiera des tons d'autant plus faibles que la valeur de la luminosité est moindre. Il faut éviter d'avoir « t' » trop grand ou trop petit.

Voici un exemple de détermination qui donnera une idée de l'exactitude de la méthode. La même intensité lumineuse a été mesurée successivement (soit à quelques minutes d'intervalle) par deux observateurs à l'aide de deux tons différents; les résultats obtenus sont les suivants.

Premier observateur. — Temps nécessaire pour obtenir le ton d'intensité 5,53 : $t' = 11$ secondes.

Appliquons la formule :

$$I' = \frac{I}{t'}; \quad \text{d'où} \quad I' = \frac{5,53}{11} = 0,49;$$

Temps nécessaire pour obtenir le ton d'intensité 12,52 : $t' = 26$ secondes.

$$\text{d'où} \quad I' = \frac{12,52}{26} = 0,48$$

Deuxième observateur. — Temps nécessaire pour obtenir le ton d'intensité 5,53 : $t' = 11$ secondes.

$$\text{d'où} \quad I' = \frac{5,53}{11} = 0,49.$$

Temps nécessaire pour obtenir le ton d'intensité 12,52 : $t' = 28$ secondes.

$$\text{d'où} \quad I' = \frac{12,52}{28} = 0,45.$$

La moyenne des quatre valeurs de I' obtenues est :

$$\frac{0,49 + 0,48 + 0,49 + 0,45}{4} = 0,48$$

La méthode pour notre cas particulier est très suffisamment exacte. Elle est commode, rapide et n'exige qu'une éducation de l'œil assez facile à acquérir. Son emploi dans la détermination des intensités lumineuses que l'on utilise pour la mesure de l'assimilation chlorophyllienne apporterait une précision de plus à ces mesures et permettrait de pousser un peu plus avant l'analyse du phénomène.

Nous n'avons pu employer la méthode de Wiesner à ce dernier point de vue dans notre travail, mais nous l'avons utilisée pour la détermination des quantités de lumière relatives reçues

par les plantes en expérience sous chacun des abris. Nous donnons ci-dessous ces intensités.

La détermination a été faite le 4 septembre 1911 entre 10 h. 15 et 11 h. 45 du matin avec une lumière solaire légèrement atténuée et d'une façon constante par des nuages blancs.

Les intensités obtenues en fonction de l'unité choisie plus haut sont les suivantes :

Lumière solaire directe β ou éclairement V		
à 10 h. 45 (commencement de l'expérience)...	0,61	} moyenne
Lumière solaire directe β ou éclairement V		
à 11 h. 45 (fin de l'expérience).....	0,63	} 0,62
Toile β — 2 α éclairement IV.....		
— β — 16 α — III.....		0,48
— β — 22 α — II.....		0,32
— β — 56 α — I.....		0,21
		0,068

Si l'on représente l'intensité 0,62 de la lumière solaire directe par le nombre 100, les valeurs des intensités aux autres éclairagements seront les suivantes :

Éclairement I =	41
— II =	34
— III =	52
— IV =	77
— V =	100

ce qui revient sensiblement à ceci, l'éclairement V étant égal à 1 :

L'éclairement I est égal à	1/9
— II —	1/3
— III —	1/2
— IV —	3/4

Nous avons ainsi les quantités relatives de lumière mises à la disposition des plantes sous les différents abris.

Différents travaux sur l'influence de la lumière ayant été exécutés en comparant des végétaux développés à l'ombre d'un écran et au soleil, il nous a paru intéressant de calculer la valeur de l'intensité lumineuse à l'ombre d'un mur comparativement à celle d'un espace recevant la lumière solaire directe.

Nous avons trouvé les résultats suivants :

1 ^{re} expérience. Intensité de la lumière solaire directe.	0,70
— Intensité à l'ombre d'un mur.....	0,26 soit $\frac{33}{100}$

2 ^e expérience. Intensité de la lumière solaire directe.	0,54
— Intensité à l'ombre d'un mur.....	0,18 soit $\frac{30}{100}$

Avec la lumière solaire considérée, l'intensité lumineuse à l'ombre d'un mur est de :

$$\frac{30}{100} \text{ à } \frac{33}{100}, \text{ soit sensiblement } 1/3.$$

Cette luminosité équivaldrait à celle obtenue sous notre abri constituant l'éclairement II.

CHOIX DES PLANTES D'EXPÉRIENCE. — LEUR DÉVELOPPEMENT.

Nous avons été guidé, dans le choix des plantes d'expérience, par le souci d'opposer deux types d'allure biologique différente relativement à l'élément lumière, qui est l'élément considéré ici, c'est-à-dire un type de plante de soleil et un type de plante d'ombre.

Nous avons pris comme plante de soleil, le *Pisum sativum*. Pour les uns (1), le *Pisum sativum* est une espèce qui paraît avoir existé dans l'Asie occidentale, peut-être du midi du Caucase à la Perse, avant d'être cultivée ; pour d'autres, ce ne serait qu'une modification du *Pisum arvense* ; or le *Pisum arvense* existe à l'état spontané en Italie, dans les haies et près des cultures. Que l'on admette l'une ou l'autre de ces origines, le pois de nos jardins est une plante méridionale se développant bien par un soleil assez ardent.

Notre deuxième plante en expérience a été le *Teucrium Scrodonia*. Si l'on ouvre une flore on y voit que le *Teucrium Scrodonia* est très commun en France, sauf dans la région méditerranéenne, et que de plus il recherche les bois et lieux couverts. Il est donc légitime de le considérer comme une plante s'accommodant d'une lumière atténuée, c'est-à-dire comme une plante d'ombre.

Le développement des plantes a eu lieu à partir des graines ; le semis s'est fait en pots et ceux-ci ont été laissés à la lumière diffuse jusqu'au début de la germination des graines. Dès ce moment, les pots ont été portés sous les différents abris et les

(1) A. DE CANDOLLE, Origine des plantes cultivées.

plantes ont parcouru sous ces abris les phases successives de leur développement.

Pour le *Pisum sativum*, le début de la germination a eu lieu cinq jours après le semis et la première feuille a atteint son complet développement sept jours plus tard. Le développement pour les deux plantes est, bien entendu, de plus en plus lent à mesure que l'intensité lumineuse fournie à ces plantes diminue; de plus, à l'éclairement I, qui est l'éclairement le plus faible, le *Pisum sativum* n'atteint que le stade correspondant à quatre feuilles développées; à l'éclairement II, il pousse plus loin son développement: il fleurit, mais il ne fructifie pas. Le *Pisum sativum* parcourt le cycle complet de sa végétation en cinquante jours environ et certaines de nos expériences ont pu porter et se vérifier sur deux séries successives de cultures.

Pour le *Teucrium Scorodonia*, le début de la germination ne s'est produit que vingt-deux jours après le semis. Nous n'avons eu à considérer pour cette plante que les différentes phases de son développement foliaire: il s'est produit normalement à tous les éclairements, sauf à l'éclairement I, où la plante n'a donné que quatre à six feuilles.

CHAPITRE PREMIER

§ I. — INFLUENCE DE L'ÉCLAIREMENT SUR LA PRODUCTION DE SUBSTANCE FRAICHE ET DE SUBSTANCE SÈCHE AINSI QUE SUR L'ASPECT EXTÉRIEUR DES PLANTES.

Les faits que nous allons avoir à examiner dans ce chapitre, et qui sont les conséquences des différences d'intensité lumineuse, se rapportent :

1° A la surface et au poids frais de la feuille *considérée isolément* ;

2° Au poids frais de la feuille par unité de surface, ainsi qu'à la surface par unité de poids frais ;

3° Au poids frais et au poids sec de la plante entière ;

4° Aux quantités relatives des différents organes végétatifs.

Nous allons étudier successivement les deux espèces sur lesquelles ont porté les expériences.

A. *Teucrium Scorodonia*.

1^o SURFACE ET POIDS FRAIS DE LA FEUILLE. — Les variations de la surface et du poids frais de la feuille aux différents éclaircissements et aux différents stades du développement sont consignées dans les tableaux ci-dessous.

a. SURFACE D'UNE FEUILLE EN CENTIMÈTRES CARRÉS.

Stades du développement.	Éclaircissement.				
	I.	II.	III.	IV.	V.
Stade correspondant à 4 feuilles développées.	»	0,1	0,2	0,2	0,1
Stade correspondant à 6 feuilles développées.	»	0,5	0,9	0,4	0,3
Plante adulte (moyenne de plusieurs échantillons).....	0,2	5,1	6.5	3,6	1,2

b. POIDS FRAIS D'UNE FEUILLE EN MILLIGRAMMES.

Stades du développement.	Éclaircissement.				
	I.	II.	III.	IV.	V.
Stade correspondant à 4 feuilles développées.	«	5	8	9	5
Stade correspondant à 6 feuilles développées.	«	28	52	34	28
Plante adulte (moyenne de plusieurs échantillons).....	7	283	405	312	126

Des résultats réunis dans les tableaux ci-dessus et qui peuvent nous montrer, entre autres choses, les différentes progressions selon lesquelles se sont développés les individus aux différents éclaircissements, nous retiendrons seulement les chiffres relatifs aux feuilles des plantes adultes.

A l'aide de ces chiffres nous avons établi les courbes Nos 1 et 2.

Ces deux courbes nous montrent que le maximum pour la surface et le poids frais de la feuille se trouve à l'éclaircissement III. Cet éclaircissement constitue donc l'optimum lumineux pour le développement de la feuille, tant en poids qu'en surface.

2^o POIDS FRAIS PAR UNITÉ DE SURFACE. — Le poids frais en milligrammes par centimètre carré de surface est représenté, aux différents stades et aux différents éclaircissements, par les chiffres suivants :

POIDS FRAIS D'UN CENTIMÈTRE CARRÉ DE FEUILLE EN MILLIGRAMMES.

Stades du développement.	Éclairement.				
	I.	II.	III.	IV.	V.
Stade correspondant à 4 feuilles développées.....	»	40,1	44,3	54,7	62,5
Stade correspondant à 6 feuilles développées.....	»	52,1	57,1	82,9	96,9
Plante adulte (moyenne de plusieurs échantillons)	33,9	55	64,1	88,8	108,2

Ces nombres nous montrent que le poids frais par unité de surface, c'est-à-dire l'épaisseur de la feuille, d'une part,

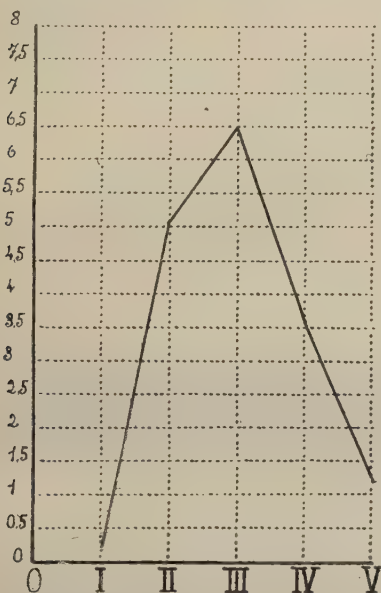


Fig. N° 1. — Surface moyenne en centimètres carrés d'une feuille de plante adulte.

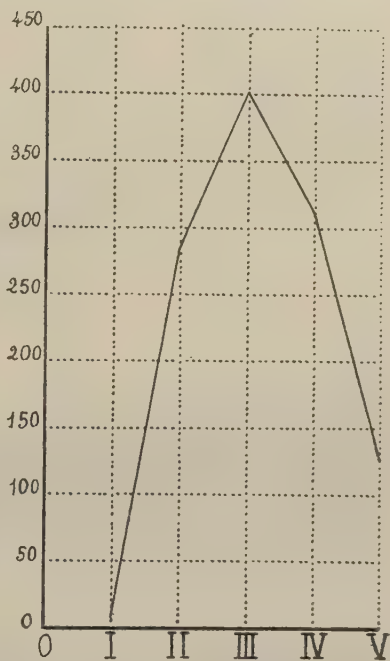


Fig. N° 2. — Poids frais moyen en milligrammes d'une feuille de plante adulte.

augmente avec l'âge de la plante et, d'autre part, diminue dans tous les stades avec l'abaissement de l'intensité lumineuse.

J'ai, pour mémoire, exprimé ci-après la valeur inverse de la précédente, c'est-à-dire la surface en centimètres carrés de un gramme de poids frais de feuilles. Naturellement les nombres qui l'expriment suivent une progression inverse des nombres précédents.

SURFACE EN CENTIMÈTRES CARRÉS D'UN GRAMME DE FEUILLE.

Stades du développement.	Éclairement.				
	I.	II.	III.	IV.	V.
Stade correspondant à 4 feuilles développées.....	»	24,9	22,6	18,3	16,0
Stade correspondant à 6 feuilles développées.....	»	19,2	17,5	12,1	10,3
Plante adulte (moyenne de plusieurs échantillons).....	29,5	18,2	15,6	11,3	9,2

En indiquant sur la ligne des abscisses les différents éclairements et en portant en

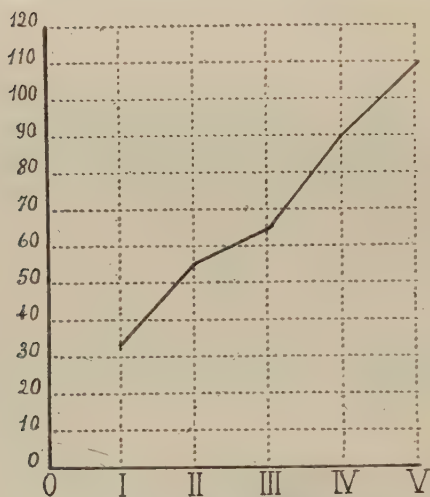


Fig. 3. — Poids frais en milligrammes de 1 centimètre carré de feuille.

ordonnées les nombres représentant les poids frais d'un centimètre carré de feuilles adultes développées aux différents éclairements, on obtient la courbe ci-contre (fig. 3).

Cette courbe nous montre que pour une même surface le maximum du poids frais par unité de surface se trouve à l'éclairement V et que, si on considère des intensités lumineuses décroissantes, le poids frais par unité de surface, et par

conséquent l'épaisseur de la feuille, diminue. La relation entre deux valeurs extrêmes (feuilles développées aux éclairements

V et II) (1) est représentée par la fraction $\frac{5}{10} = \frac{1}{2}$.

Avec les nombres représentant la surface de un gramme de poids frais, on établirait une courbe d'allure inverse décroissant de I à V et démontrant, comme celle que nous avons établie avec le poids frais de un centimètre carré de feuille, la diminution d'épaisseur de la feuille avec l'affaiblissement de la luminosité.

(1) Nous ne considérons pas la plante à l'éclairement I, où le cycle végétatif parcouru est par trop restreint.

3^o POIDS FRAIS ET POIDS SEC DE LA PLANTE ENTIÈRE. — Dès le début du développement, quand les plantes n'ont encore que deux feuilles développées, on trouve les nombres suivants pour les poids secs des plantes entières :

Éclairement	II.....	2mmgr,2
—	III.....	3mmgr,6
—	IV.....	3mmgr,6
—	V.....	3mmgr,8

On voit qu'à l'éclairement II le développement est de beaucoup le plus faible, mais que les différences sont à peine sensibles entre les éclairements III, IV et V.

Si nous considérons les plantes adultes, les différences s'accroissent : cependant les éclairements IV et V donnent des résultats presque identiques ; on trouve en IV certains échantillons plus grands que certains autres développés en V, et inversement. Aussi dans le tableau suivant un seul chiffre est-il donné qui représente les moyennes obtenues aux intensités lumineuses IV et V.

Éclairement		Poids frais.	Poids sec.	Matière sèche. p. 100.	Eau. p. 100.
—	II.....	21gr,82	3gr,96	18,2	81,2
—	III.....	48gr,35	9gr,90	20,5	79,5
—	IV-V...	54gr,95	16gr,06	29,8	70,2

L'examen de ce tableau montre encore que pour la *plante entière*, comme l'ont déjà mis en évidence plusieurs auteurs, le poids frais et le poids sec diminuent avec l'intensité lumineuse et qu'en outre la proportion d'eau augmente ; mais pour la plante qui nous occupe, la diminution de poids sec ou frais total n'est accusée nettement qu'à partir d'une certaine diminution d'intensité lumineuse. En l'espèce $\frac{1}{4}$ de la lumière solaire dispensée.

4^o QUANTITÉ RELATIVE DES DIFFÉRENTS ORGANES VÉGÉTATIFS. — Si nous considérons maintenant les proportions des différents organes végétatifs dans une même plante, nous verrons que le développement relatif des racines, tiges et feuilles varie beaucoup avec l'éclairement.

Le tableau suivant indique le poids relatif de ces divers organes en désignant par 100 le poids de la plante entière.

Éclairement		Racines.	Appareil aérien comprenant :	Tiges.	Feuilles.
—	II.....	9,1	91	24,8	66,2
—	III.....	12,0	88	25,7	62,3
—	IV.....	19,6	80,4	17,9	62,5
—	V.....	29,2	70,9	23,4	47,5

Ce tableau fait ressortir entre les résultats des éclairéments V et IV une différence que le tableau précédent (p. 17) ne nous avait pas permis d'apercevoir. Dans ces deux conditions différentes de milieu, les poids secs de la plante entière sont sensiblement égaux ; mais ces poids secs se répartissent différemment : à l'éclairement V, les racines sont relativement beaucoup plus développées qu'en IV, les tiges et feuilles au contraire beaucoup moins.

Ce qui différencie la plante cultivée à l'éclairement V de celle cultivée à l'éclairement IV, c'est donc moins le poids sec total que le fort développement du système racinaire.

Nous voyons en outre, par ce même tableau, que le système

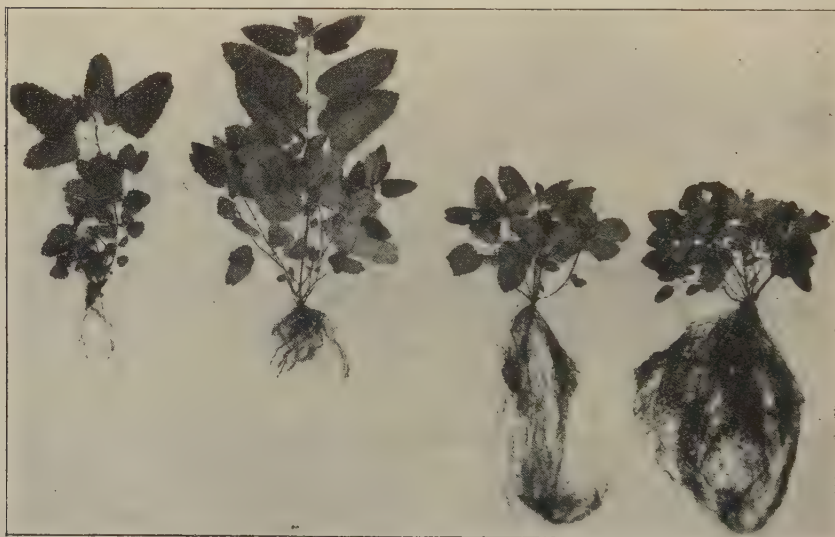


Fig. 4. — *Teucrium Scorodonia* cultivé aux éclairéments II, III, IV et V.

radiculaire diminue d'importance relative avec l'éclairement : il décroît régulièrement de l'éclairement V à l'éclairement II. D'autre part, l'ensemble des organes aériens (tiges et feuilles) croît au contraire en importance relative à mesure que la

luminosité diminue; à l'éclairement II par exemple, cet ensemble représente les $\frac{9}{10}$ du poids sec total de la plante.

En résumé, si l'on considère à partir de la lumière solaire directe des luminosités de plus en plus faibles, on voit chez le *Teucrium Scorodonia* diminuer :

- 1° Le poids frais et le poids sec de la plante entière ;
- 2° Le nombre des feuilles et celui des tiges secondaires ;
- 3° Le poids de l'unité de surface de feuille ;
- 4° L'importance du système racinaire.

On voit augmenter :

a) Jusqu'aux plus faibles luminosités :

1° La proportion d'eau et la surface des feuilles rapportée à l'unité de poids frais ;

2° L'importance relative du système aérien ;

b) Jusqu'à une luminosité moyennement atténuée ou luminosité optima :

Le poids et la surface d'une feuille considérée isolément.

Développée à cette luminosité optima, une feuille pèse trois fois plus qu'une autre feuille comparable développée à la lumière solaire directe, et sa surface peut être cinq fois plus grande. Ces constatations nous obligent à distinguer l'action de la lumière sur la plante entière et sur la feuille considérée isolément.

Pour la plante entière, les caractéristiques des échantillons obtenus à l'ombre sont : plus d'eau, moins de poids frais et de poids sec ; beaucoup de feuilles, peu de racines ; faits d'autant plus accentués que l'intensité lumineuse décroît davantage.

Pour la feuille considérée isolément, l'épaisseur va constamment en diminuant à mesure que l'intensité lumineuse décroît ; mais le poids de la feuille et sa surface suivent une marche différente. Ils augmentent d'abord quand, à partir de la lumière solaire directe, l'intensité lumineuse diminue progressivement ; ils passent ensuite par un maximum pour une certaine intensité lumineuse optima au-dessous de laquelle ils vont toujours en décroissant à mesure que la lumière continue à décroître.

B. — *Pisum sativum*.

1^o SURFACE ET POIDS FRAIS DE LA FEUILLE. — Ci-dessous se trouvent réunis les chiffres représentant les variations de la surface et du poids frais de la feuille, ou plutôt d'une foliole récoltée au moment où elle était arrivée à son complet développement, aux différents éclaircissements.

a. SURFACE D'UNE FOLIOLE EN CENTIMÈTRES CARRÉS.

Stades du développement.	Éclaircissement (1)			
	II.	III.	IV.	V.
Stade 2 feuilles développées.	0,42	0,48	0,55	0,50
— 4 —	1 »	1,40	1,70	1,20
Floraison	1,20	1,60	2,70	2,70
Fructification	0,70	1,00	1,80	1,30

b. POIDS FRAIS D'UNE FOLIOLE EN MILLIGRAMMES.

Stades du développement.	Éclaircissement.			
	II.	III.	IV.	V.
Stade 2 feuilles développées.	56	61	75	82
— 4 —	82	135	173	159
Floraison	92	123	280	280
Fructification	52	100	176	145

De l'examen de ces tableaux, on peut tirer les conclusions suivantes : 1^o La feuille, quel que soit l'éclaircissement considéré, varie, pour un même éclaircissement, en poids et en surface suivant l'ordre chronologique de son apparition. Les feuilles, à mesure qu'elles se sont plus tardivement développées, ont un poids et une surface plus élevés jusqu'à un maximum qui est atteint au stade de la floraison ; les feuilles formées ensuite diminuent en poids et en surface.

2^o Si l'on considère la plante au stade floraison, stade qui coïncide avec le plein développement de l'individu, les chiffres représentant la surface et le poids frais d'une foliole sont identiques aux éclaircissements IV et V. Ils sont très différents et beaucoup plus faibles aux éclaircissements III et II.

A l'aide des nombres représentant le poids frais et la surface des folioles de la plante au stade floraison, les courbes ci-après peuvent être établies (fig. 5 et 6).

(1) L'éclaircissement I n'a pas été utilisé pour le *Pisum sativum*.

Ces deux courbes nous montrent que le maximum pour le poids frais d'une foliole à l'état adulte se trouve atteint aux éclairements V et IV. Les différences individuelles qu'on rencontre sont toujours assez faibles ; il y a cependant une

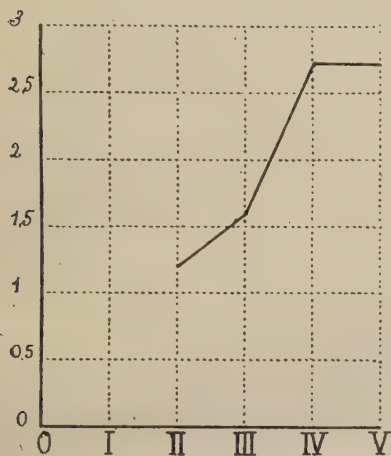


Fig. 5. — Surface en centimètres carrés d'une foliole de plante adulte.

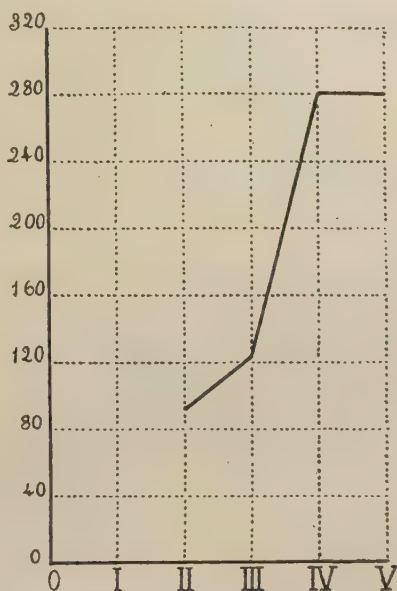


Fig. 6. Poids frais en milligrammes d'une foliole de plante adulte.

tendance pour le poids frais à être plus fort en V et la surface plus grande à l'éclairement IV.

L'optimum lumineux pour le développement de la feuille de *Pisum sativum* se trouve aux éclairements V et IV ; c'est-à-dire à la lumière solaire directe ou assez peu atténuée.

Si l'on considère un stade peu avancé, le stade 4 feuilles développées par exemple, on voit par les tableaux dressés plus haut que l'optimum lumineux en poids et en surface se trouve pour la feuille très nettement à l'éclairement IV. L'optimum lumineux, comme l'a montré R. Combes, varie avec le degré de développement de la plante.

2° POIDS FRAIS PAR UNITÉ DE SURFACE. — Le poids frais en milligrammes par centimètre carré de feuilles est représenté, aux différents stades et aux différents éclairements, par les nombres suivants :

POIDS FRAIS D'UN CENTIMÈTRE CARRÉ DE FOLIOLE EN MILLIGRAMMES.

Stades du développement.	Éclairement.			
	II.	III.	IV.	V.
Stade 4 feuilles développées.	80	89	108	103
Floraison	78	79	103	106
Fructification	80	97	98	112

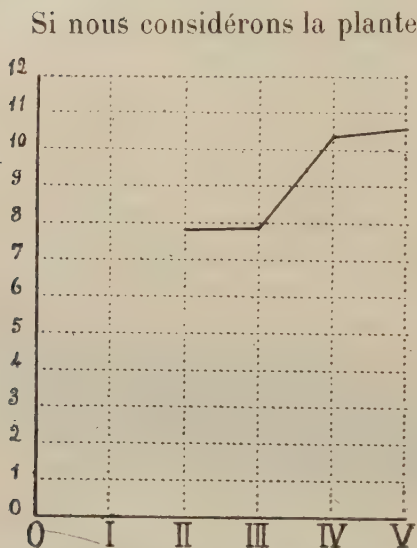


Fig. 7. — Poids frais d'un centimètre carré de foliole au stade floraison.

Si nous considérons la plante au stade floraison et que nous portions sur la ligne des abscissés les éclairements et en ordonnées les poids consignés dans le présent tableau, nous obtiendrons la courbe ci-contre (fig. 7).

Cette courbe montre que le poids frais d'une même surface de feuille est maximum en V, très voisin de ce maximum en IV, puis qu'il diminue très rapidement à mesure que l'éclairement faiblit. Si on rapproche cette courbe de la courbe correspondante établie pour le *Teu-*

crum Scorodonia (fig. 3, p. 16), on voit que pour une même diminution de lumière (passage de l'éclairement V à l'éclairement IV) les modifications dans le poids frais, et par conséquent dans l'épaisseur de la feuille, sont très accentuées pour le *Teucrium Scorodonia*, alors qu'elles sont à peu près nulles pour le *Pisum sativum*. De plus, la relation entre les deux valeurs extrêmes (feuille de *Pisum sativum* développée à l'éclairement II et feuille de la même espèce développée à l'éclairement V) est représentée par la fraction $\frac{8}{10}$, ce qui exprime que la feuille de *Pisum sativum* la moins épaisse a, pour une même surface, un poids frais égal au $\frac{8}{10}$ de celui de la feuille de même espèce la plus épaisse. Nous avons vu pour le *Teucrium Scorodonia*

que ce même rapport était exprimé par la fraction $\frac{5}{10}$ ou $\frac{1}{2}$; les différences relatives d'épaisseur entre les différentes feuilles sont donc ici moins grandes.

Les surfaces de 1 gramme de poids frais de feuilles sont représentées au stade floraison par les nombres suivants :

Éclairement	II.....	12 ^{cmq} ,8
—	III.....	12 ^{cmq} ,6
—	IV.....	9 ^{cmq} ,7
—	V.....	9 ^{cmq} ,5

Ces nombres montrent aussi la diminution d'épaisseur de la feuille avec la diminution de l'intensité lumineuse.

3^o POIDS FRAIS ET POIDS SEC DE LA PLANTE ENTIÈRE. — Au début du développement seules les différences de poids sec pour les éclaircissements V et IV sont peu sensibles ; un certain parallélisme se maintient même jusqu'au stade floraison, ainsi qu'en témoignent les chiffres ci-dessous qui représentent les poids secs moyens d'un individu aux divers éclaircissements :

Éclairement	II.....	Stade 4 feuilles.	Floraison.
—	III.....	0 ^{gr} ,10	0 ^{gr} ,30
—	IV.....	0 ^{gr} ,24	0 ^{gr} ,87
—	V.....	0 ^{gr} ,40	1 ^{gr} ,61
—	V.....	0 ^{gr} ,43	1 ^{gr} ,85

Par ce tableau, on voit, en outre, que pour l'éclairement III, à l'encontre de ce qui se passe pour le *Teucrium Scorodonia*, il y a dès le début une chute profonde dans la valeur des poids secs.

Si nous considérons la plante en fleurs et en fruits nous avons les résultats suivants :

Éclairement	II (1).....	Pois frais.	Poids sec.	Mat. sèche p. 100.	Eau p. 100.
—	III.....	32 ^{gr} ,3	4 gr.	12	88
—	IV.....	58 ^{gr} ,3	8 ^{gr} ,35	14	86
—	V.....	81 ^{gr} ,2	12 ^{gr} ,91	16	84

Pour le *Pisum sativum*, comme pour le *Teucrium Scorodonia*, à mesure que l'intensité lumineuse s'affaiblit le poids frais et le poids sec diminuent et la proportion d'eau augmente ; mais

(1) Le *Pisum sativum* n'a pas fleuri à cette luminosité.

les différences entre les plantes cultivées aux éclairéments V et IV sont ici fortement accusées, alors qu'elles n'existent pas pour les individus correspondants du *Teucrium Scorodonia*, ou du moins se confondent avec les différences individuelles.

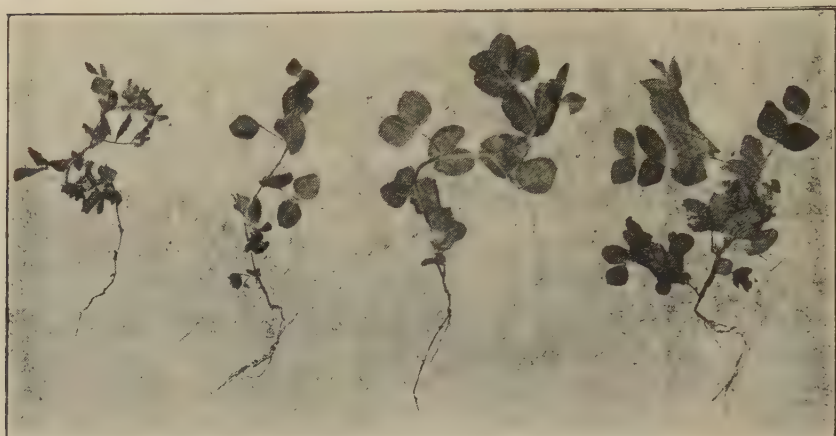


Fig. 8. — *Pisum sativum* cultivé aux éclairéments II, III, IV et V.

En résumé, si l'on considère des luminosités de plus en plus faibles, nous voyons chez le *Pisum sativum* diminuer :

- 1° Le poids frais et le poids sec de la plante entière ;
- 2° Le nombre des feuilles, celui des tiges secondaires ;
- 3° Le poids d'une feuille considérée isolément ;
- 4° Le poids de l'unité de surface de feuille ;
- 5° L'importance du système racinaire.

On voit au contraire augmenter :

a) Jusqu'aux plus faibles luminosités :

1° La proportion d'eau, et la surface des feuilles rapportée à l'unité de poids frais ;

2° L'importance relative du système aérien.

b) Jusqu'à une luminosité faiblement atténuée (éclairage IV) :

La surface des feuilles.

Mais cette augmentation de surface des feuilles est peu sensible, $\frac{2}{10}$ environ de la surface totale, alors que pour le *Teucrium Scorodonia* la feuille développée à l'éclairément IV peut avoir

une surface supérieure au double de la surface de la feuille correspondante développée à l'éclairement V.

La feuille de *Pisum sativum* développée à de faibles luminosités possède une faible épaisseur, mais aussi, et à l'encontre de celle du *Teucrium Scorodonia*, un poids frais, un poids sec et une surface moindre que la feuille développée à la lumière solaire directe ou faiblement atténuée (éclairement IV).

MANIÈRE D'ÊTRE DIFFÉRENTE AU POINT DE VUE MORPHOLOGIQUE
DU *Pisum sativum* ET DU *Teucrium Scorodonia*.

Si on rapproche les faits qui viennent d'être exposés et relatifs aux diverses modalités de culture pour les deux plantes en expérience, il en ressort les différences suivantes :



Fig. 9 et 10. — Feuilles de *Pisum sativum* et de *Teucrium Scorodonia* développées aux différents éclairagements.

1^o Pour ce qui est de la plante entière adulte, le poids frais est le même aux éclairements IV et V chez le *Teucrium Scorodonia*, tandis qu'il possède à ces éclairements des valeurs déjà très différentes chez le *Pisum sativum*.

2^o Pour ce qui est de la feuille considérée isolément, elle a chez le *Teucrium Scorodonia* son maximum de développement

à l'éclairement III, tandis qu'à cet éclairement la feuille de *Pisum sativum* possède un poids frais moitié moindre qu'à l'éclairement V.

Chez le *Teucrium Scorodonia*, la feuille modifie d'une façon intense son épaisseur et sa surface, alors que chez le *Pisum sativum* les modifications produites sont peu marquées.

Au total, la feuille de *Teucrium Scorodonia* possède une plasticité que n'a pas celle de *Pisum sativum*; elle présente une réaction marquée même pour de faibles différences d'intensité lumineuse et cette faculté de réaction se maintient jusqu'aux très faibles éclairéments.

Ce sont ces différents caractères qui font du *Teucrium Scorodonia* ce qu'on appelle une plante d'ombre; peut-être serait-il plus exact de dire une plante acceptant l'ombre, car si elle se développe bien à une faible intensité lumineuse, elle est susceptible de se développer aussi bien, mais avec une autre forme, à une lumière intense. C'est une plante qui s'accommode de luminosités très différentes, tandis que le *Pisum sativum* voit sa faculté de végétation restreinte à des éclairéments voisins de la lumière solaire directe.

Ce que nous avons voulu aussi faire ressortir de cet examen, c'est la différence d'allure très marquée pour le *Teucrium Scorodonia* entre la feuille et la plante entière: les optima lumineux pour le développement de la feuille et pour celui de la plante entière sont très différents; au contraire, chez le *Pisum sativum*, le développement de la feuille coïncide presque avec celui de l'individu.

§ 2. — INFLUENCE DE L'ÉCLAIREMENT SUR LES PROPORTIONS DE LA CHLOROPHYLLE.

Une des modifications importantes produites par l'action de luminosités différentes consiste dans la variabilité des proportions de chlorophylle que renferment les feuilles d'une même espèce. Pour établir ces diverses proportions il faut procéder au dosage.

Dosage de la chlorophylle. — Pour ce dosage, c'est le colorimètre qui a été employé. Des extraits verts, préparés suivant

la méthode de Lubimenko (1), ont été examinés à l'aide de cet appareil. La technique employée pour préparer les extraits verts a été la suivante :

On prend des feuilles normalement constituées, intactes et ayant atteint leur plein développement ; j'ai toujours choisi, pour rendre les comparaisons plus exactes, la deuxième feuille qui précède le bourgeon terminal arrivée à l'état adulte.

On pèse, par exemple, 20 centigrammes de feuilles remplissant les conditions indiquées ci-dessus ; on les découpe au ciseau en fines lanières et on les broie dans un mortier avec une pincée de magnésie calcinée ; on traite ensuite par 40 centimètres cubes d'alcool à 98°. Après filtration, on obtient un liquide vert limpide, qui peut être examiné immédiatement au colorimètre. Dans le cas où l'examen serait différé, il faut conserver la solution verte à l'abri de la lumière et dans un endroit frais. La conservation de ces extraits verts va d'après Lubimenko, — et je l'ai observé à mon tour — au delà de plusieurs semaines. D'ailleurs, dès qu'il y a altération, il n'y a plus possibilité de comparaison ; il y a dans l'extrait vert altéré différence de coloration non plus seulement quantitative mais aussi qualitative, et l'égalité de teinte avec un extrait frais ne peut être obtenue.

L'appareil dont je me suis servi est le colorimètre perfectionné de Laurent que M. le professeur Urbain a très obligeamment mis à ma disposition.

Description de l'appareil. — Cet appareil, comme le montre la figure 11, se compose essentiellement : 1° de deux tubes cylindriques BB, formant réservoirs, dans lesquels on verse le liquide coloré ; 2° de deux colonnes DD de verre formant pistons et délimitant par la distance entre leur face inférieure et le fond des réservoirs la hauteur de la colonne de liquide examinée ; 3° de deux prismes KK à réflexion totale ; 4° d'un diaphragme *p* divisé en deux parties par les prismes K ; 5° d'un miroir réflecteur A, et 6° d'un tube oculaire.

A la partie postérieure de l'appareil se trouvent deux boutons

(1) W. LUBIMENKO, Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs, aux différentes intensités lumineuses. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9^e série.

moletés avec pignons qui engrènent avec une tige à crémaille et donnent ainsi le mouvement aux pistons DD, enfin une échelle graduée et un vernier.

Cet appareil fonctionne de la manière suivante : la lumière

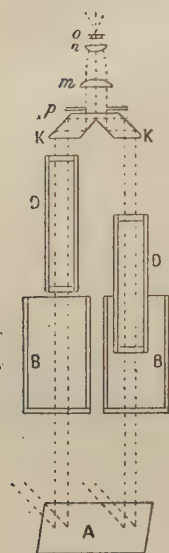


Fig. 11. — Colorimètre de Laurent.

diffuse ou celle d'une lampe ou d'un brûleur à flamme monochromatique, après s'être réfléchi sur le miroir A, se sépare en deux faisceaux (fig. 11) qui pénètrent séparément dans chacun des deux systèmes des tubes BB; le faisceau de droite se réfléchit deux fois dans la moitié de droite du prisme K et pénètre dans l'oculaire *m*, *n*, suivant son axe et n'affecte que la moitié droite du champ; le faisceau de gauche parcourt un chemin analogue et symétrique, il n'affecte que la moitié gauche du champ, de sorte que chacune des deux moitiés du diaphragme *p* n'est éclairée que par le faisceau de lumière qui a traversé le tube BD.

Application du colorimètre au dosage de la chlorophylle dans les extraits verts. — Le principe sur lequel repose la méthode colorimétrique est le suivant :

Pour deux solutions d'une même matière colorante dans un même solvant, examinées par transmission à une même lumière incidente, l'égalité de teinte est obtenue avec des épaisseurs e_1 et e_2 inversement proportionnelles aux concentrations q_1 et q_2 de ces solutions, de telle sorte que l'on a :

$$\frac{e_1}{e_2} = \frac{q_2}{q_1}$$

Ce qui montre qu'on pourra déterminer le titre inconnu q_2 , d'une solution, en déterminant l'épaisseur e_2 sous laquelle il faut l'examiner pour qu'elle produise la même coloration qu'une solution type de la même substance de concentration connue q_1 , vue sous une épaisseur connue e_1 :

$$q_2 = \frac{q_1 e_1}{e_2}.$$

La chlorophylle n'ayant pas été isolée, on ne peut, comme le fait observer Lubimenko, procéder à des déterminations de quantités absolues. Il faut se contenter de la détermination de quantités relatives à un étalon.

L'étalon employé a été l'extrait vert obtenu par le traitement de 0^{gr},50 de feuilles fraîches de hêtre intactes et ayant atteint leur plein développement, par 100^{cme} d'alcool à 98°.

C'est à la liqueur verte ainsi obtenue, liqueur dont nous représentons arbitrairement la concentration par le chiffre 100, que nous rapporterons tous nos dosages colorimétriques de la chlorophylle. Nous emploierons toujours pour les extraits dont nous étudierons la concentration chlorophyllienne le même poids de feuilles (50^{cgr}) et le même volume d'alcool (100^{cme}).

Les chiffres qui exprimeront les concentrations relatives de ces extraits exprimeront donc aussi les concentrations relatives de la chlorophylle dans les feuilles des espèces étudiées.

Usage du colorimètre. — On place le liquide coloré type dans l'un des tubes B et le liquide à comparer dans l'autre tube B. On remplit les godets au niveau convenable pour qu'ils ne débordent pas quand les pistons D,D, seront amenés à toucher le fond. On fait descendre ces pistons jusqu'à toucher les fonds des tubes B,B, les verniers marquant alors zéro. On regarde en *o* et on oriente l'appareil, par rapport à la source de lumière, de manière à voir les deux demi-disques uniformément éclairés (fig. 12). On remonte le piston du cylindre type jusqu'à une hauteur convenable pour une bonne appréciation de la teinte de ce liquide (10 millimètres pour la solution étalon), puis on tourne le bouton correspondant au liquide à comparer, de manière à obtenir l'égalité de tons (fig. 14), en faisant des oscillations de plus en plus petites, de chaque côté de l'égalité de tons. La lecture du vernier correspondant donnera immédiatement la hauteur de la colonne liquide fournissant la même coloration que celle de la solution type.



Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14.

L'appareil est accompagné d'une série de lames de verre colorées de couleurs diverses, que l'on place à la surface supérieure des pistons et qui permettent, par la formation de

teintes spéciales sensibles, des déterminations plus précises.

Dans les lignes qui précèdent nous admettons l'exactitude de la loi exprimée par la formule $\frac{e_1}{e_2} = \frac{q_2}{q_1}$ ce qui revient à supposer, par exemple, que des solutions 2, 10, 20 fois plus faibles qu'une solution type devront donner la même coloration si on les examine sous des épaisseurs 2, 10, 20 fois plus fortes. Mais cette loi n'est pas évidente à priori, surtout pour une substance complexe comme la chlorophylle, et il faut vérifier son exactitude pour la substance à doser colorimétriquement. Nous avons procédé à pareille vérification pour les solutions de chlorophylle.

Si la loi exprimée par la relation $\frac{e_1}{e_2} = \frac{q_2}{q_1}$ est suivie par la chlorophylle pour toutes ses solutions, les produits de l'épaisseur par la concentration, évidemment proportionnels au nombre des molécules colorantes, sont égaux ; $q_1 e_1 = q_2 e_2 = \text{constante}$.

La courbe à construire en portant les concentrations en abscisses et les produits $q_1 e_1$, $q_2 e_2$ etc., en ordonnées doit être une droite parallèle à l'axe des abscisses.

J'ai préparé par dilutions successives des solutions ayant des titres égaux à 1/2, 1/4, 1/10, 1/20 de celui de la solution étalon. En comparant au colorimètre ces diverses solutions à une épaisseur de la solution étalon $e = 10$ millimètres, on obtient les chiffres suivants :

Pour $q_2 = 1/2$,	$e_2 = 22.2$ au lieu de 20
— $q_2 = 1/4$,	$e_2 = 51.6$ au lieu de 40
— $q_2 = 1/10$,	$e_2 = 140$ au lieu de 100
— $q_2 = 1/20$,	$e_2 = 300$ au lieu de 200

Multiplions respectivement les diverses valeurs de e par les concentrations correspondantes, nous obtiendrons les produits suivants :

$$\begin{aligned}
 q_1 e_1 &= 1 \times 10 = 10 \\
 q^{1/2} e^{1/2} &= \frac{1}{2} \times 22.2 = 11.1 \\
 q^{1/4} e^{1/4} &= \frac{1}{4} \times 51.6 = 12.9 \\
 q^{1/10} \times e^{1/10} &= \frac{1}{10} \times 140 = 14 \\
 q^{1/20} \times e^{1/20} &= \frac{1}{20} \times 300 = 15
 \end{aligned}$$

La courbe obtenue en portant en abscisses les concentrations et en ordonnées les produits q_1e_1 , q_2e_2 , etc., au lieu d'être une droite parallèle à l'axe des abscisses a la forme représentée par la figure 15.

Cette courbe montre que les épaisseurs ne sont pas inversement proportionnelles aux concentrations et que l'écart est d'autant plus sensible que

les solutions comparées sont de concentrations plus différentes.

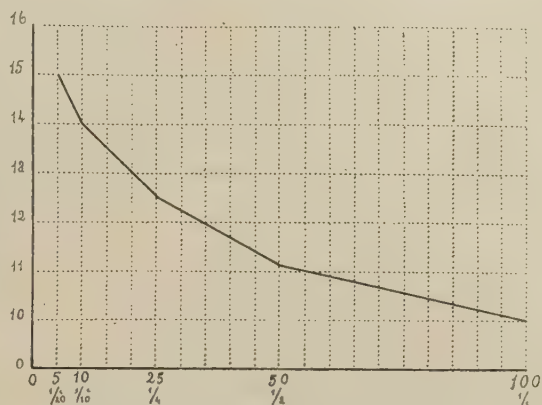


Fig. 15.

Dans ces conditions, il faut établir expérimentalement, pour une série de dilutions de la solution étalon de chlorophylle, les hauteurs de liquide donnant, pour chacune de ces dilutions, l'égalité de teinte avec une hauteur de 10 millimètres de solution étalon. A l'aide de ces hauteurs portées en ordonnées et des concentrations portées en abscisses on obtient sur un papier quadrillé au millimètre une série de points qui déterminent une courbe. A chacun des points de la courbe correspondra une concentration déterminée. Au moyen de cette courbe il est facile d'obtenir pour une épaisseur donnée la concentration correspondante en fonction de la solution étalon.

La courbe ci-après (fig. 16) a été construite en représentant la concentration de la solution étalon par 100.

Par conséquent, quand nous aurons à faire un dosage de chlorophylle, nous déterminerons au colorimètre l'épaisseur de la solution à doser qui donne l'égalité de teinte avec 10 millimètres de solution étalon. Soit 42 l'épaisseur trouvée. En nous reportant à la courbe établie, nous voyons qu'à l'épaisseur 42 correspond une concentration représentée par le chiffre 30.

Sensibilité de la méthode. — Au colorimètre, on peut avec

une certaine habitude ne faire, dans l'appréciation des différences de colorations, qu'une erreur inférieure à la moitié d'une des divisions marquées sur l'échelle. D'autre part, la hauteur

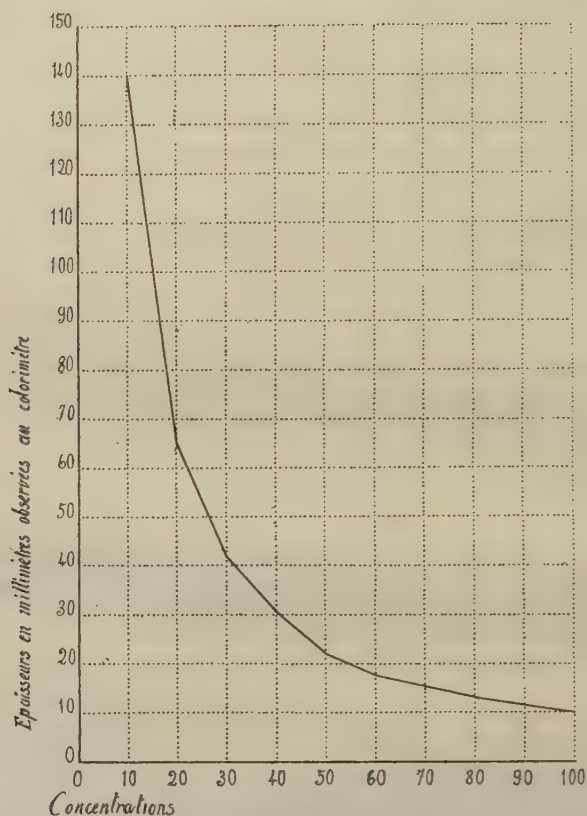


Fig. 16. — Courbe pour la détermination de la richesse en chlorophylle d'un extrait alcoolique vert.

de la colonne liquide qui donnait la même coloration que l'étalon n'a jamais été inférieure à 25 divisions; l'erreur maxima commise a donc toujours été inférieure à $1/2$ sur 25, soit 2 p. 100.

L'usage des verres bleus pour l'examen des solutions de chlorophylle donne, par la formation d'une teinte gris bleuté une plus grande précision encore. Les deux disques étant à égalité de teinte, si l'on modifie l'épaisseur d'une des colonnes liquides, le demi-disque correspondant devient jaune vert, l'autre restant gris bleuté. On constate une différence qualita-

tive de coloration, plus facilement appréciable que la simple différence quantitative qui se produit lorsqu'on examine sans intermédiaire coloré des épaisseurs différentes de deux solutions de chlorophylle.

Une objection se présente : la xanthophylle mélangée à la chlorophylle dans nos solutions alcooliques ne gêne-t-elle pas le dosage de ce dernier pigment ?

Pour répondre à cette question j'ai séparé la chlorophylle à l'aide de l'éther de pétrole. J'ai pris :

Extrait alcoolique vert.....	50 cent. cubes.
Eau.....	10 —
Éther de pétrole.....	40 —

Si l'on agite et qu'on laisse ensuite le liquide se reposer il y a séparation du mélange en deux couches : l'éther de pétrole contenant la chlorophylle se trouve à la partie supérieure, la solution de xanthophylle aqueuse se trouvant à la partie inférieure. Par deux lavages de l'alcool aqueux contenant la xanthophylle avec, chaque fois, 20 centimètres cubes d'éther de pétrole, la séparation de la chlorophylle est complète. Les solutions de chlorophylle dans l'éther de pétrole, examinées au colorimètre, m'ont donné entre elles les mêmes relations que les solutions alcooliques vertes correspondantes et contenant le mélange des deux pigments.

Le dosage de la chlorophylle par la mesure au colorimètre de l'intensité de coloration du simple extrait alcoolique est donc justifié.

Il est à noter que l'examen au colorimètre des solutions de xanthophylle dans l'alcool aqueux n'a pas permis de constater de différences dans l'intensité de leur coloration. Les variations de la xanthophylle ne suivraient pas les variations de la chlorophylle dans les plantes cultivées aux différents éclairagements.

Résultats des expériences. — Les résultats obtenus par la méthode qui vient d'être décrite sont réunis dans le tableau ci-après :

Quantités relatives de chlorophylle renfermées dans les feuilles de *Pisum sativum* et de *Teucrium Scorodonia* aux divers éclairagements.

ESPECES.	STADES du développement	ÉCLAIREMENTS			
		II.	III.	IV.	V.
<i>Fagus sylvatica</i> (1)...	Plante adulte.	"	"	"	100
<i>Pisum sativum</i> (2) ...	2 feuilles.	29	29	29	29
—	4 feuilles.	32	32	27	26
—	Floraison.	29	32	29	28
—	Fructification.	30	32	30	30
<i>Teucrium Scorodonia</i> .	4 feuilles.	26	26	26	24
— ..	6 feuilles.	48	37	37	31
— ..	Plante adulte.	48	48	33	30

(1) Solution type.
(2) Plantes étudiées avant modifications sous l'influence des divers éclairagements.

L'examen de ce tableau nous montre que :

1^o Pour les deux plantes en expérience, l'optimum lumineux pour la teneur en chlorophylle croît avec l'âge, tout en restant fixé aux faibles luminosités : éclairagements II et III.

2^o Que, pour le *Teucrium Scorodonia*, le maximum de chlorophylle (48) est plus élevé que pour le *Pisum sativum* (32).

3^o En plein soleil, plante d'ombre et plante de soleil ont, à l'état adulte, des quantités de chlorophylle très voisines ou identiques.

4^o Le *Teucrium Scorodonia* possède une échelle de variations de la teneur en chlorophylle (30-48) beaucoup plus étendue que le *Pisum sativum* (28-32). Peut-être y a-t-il là, chez la première plante, un élément de plus, facilitant son adaptation à de faibles luminosités, concurremment aux modifications déjà constatées plus haut.

A quoi est due la quantité plus ou moins grande de chlorophylle dans une plante? Est-ce au nombre plus ou moins grand de chloroleucites ou à la concentration plus ou moins grande de la chlorophylle dans un même nombre de chloroleucites?

Pour essayer de répondre à cette question, j'ai procédé à la numération des chloroleucites d'après la technique suivante.

Numération des chloroleucites. — Si l'on prend une feuille

de *Pisum sativum* et qu'on la broie dans un mortier avec de la magnésie calcinée et un peu d'eau, on détruit les cellules et leur contenu ; au microscope on ne distingue plus d'éléments organisés. Si on supprime la magnésie et qu'on triture une feuille semblable en présence de l'eau ou mieux d'une solution isotonique de chlorure de sodium, on déchire simplement les parois des cellules et il s'en échappe les chloroleucites que leur coloration verte distingue et permet de reconnaître au milieu des autres éléments. On obtient ainsi dans l'eau salée une suspension de chloroleucites.

Dans ces conditions, en suivant une méthode de numération analogue à celle qui est employée pour compter les globules sanguins, j'ai pu arriver à déterminer le nombre de chloroleucites en suspension dans un volume déterminé de liquide, et contenus, par suite, dans une quantité donnée de feuilles.

L'instrument de numération est une lame à cellule de Hayem dite « lame à cellule compte-globules ». La profondeur de la cellule, lorsqu'elle est recouverte d'une lamelle couvre-objet, est de $\frac{1}{5}$ de millimètre.

On projette, à l'aide d'un oculaire quadrillé ou d'un dispositif se fixant sous la platine mobile du microscope au-dessus du miroir, un carré mesurant un $\frac{1}{5}$ de millimètre de côté. La profondeur de la cellule et les côtés du carré délimitent un volume égal à $\frac{1}{5} \times \frac{1}{5} \times \frac{1}{5} = \frac{1}{125}$ de millimètre cube.

C'est le nombre de chloroleucites contenus dans ce cube de $\frac{1}{5}$ de millimètre de côté que l'on détermine.

On prépare les chloroleucites en suspension en prenant 10 milligrammes de feuille de *Pisum sativum* et 1 centimètre cube de solution à 7 p. 100 de chlorure de sodium : on broie légèrement au mortier, jusqu'à disparition de tout fragment de tissu et obtention d'un liquide homogène.

On agite ce liquide et on en introduit une goutte dans la cellule ; on recouvre d'une lamelle et on examine au microscope. Au bout d'un certain temps, il se produit un dépôt des chloroleucites sur le fond de la cellule, leur teinte verte les caractérise, et il ne reste plus qu'à les compter. Pour faciliter la numération, le carré projeté dont nous avons parlé est divisé

en seize petits carrés. En déplaçant, sous le microscope, la lame compte-globules, l'image du grand carré se trouve projetée sur une région différente de la préparation, ce qui permet de faire plusieurs numérations de chloroleucites.

J'ai effectué, à chaque examen, trois de ces mesures; voici les résultats obtenus pour une feuille de *Pisum sativum* à l'éclairement III :

1 ^{re} numération	69
2 ^e —	62
3 ^e —	78

En faisant la moyenne on trouve 70 chloroleucites pour $\frac{1}{125}$ de millimètre cube.

Ce qui fait pour 1 centimètre cube de solution ou 1 centigramme de feuille 8750 000 chloroleucites.

La même opération, répétée pour le *Pisum sativum* cultivé à l'éclairement V, m'a donné une moyenne de 67 chloroleucites par carré, soit pour les mêmes proportions de solution et de feuille 8370 000 chloroleucites.

Il semble donc que le nombre de chloroleucites soit très sensiblement le même pour les plantes cultivées à ces deux éclairagements.

Par contre, l'examen microscopique montre une différence de coloration très apparente entre les chloroleucites d'une feuille développée à l'éclairement V et ceux d'une feuille développée à l'éclairement III. L'examen au microscope de la suspension obtenue avec la feuille développée à l'éclairement V montre des chloroleucites d'un jaune très pâle rendant la numération difficile; les chloroleucites de la suspension préparée avec la feuille développée à l'éclairement III ont au contraire une belle teinte verte très apparente.

La concentration de la chlorophylle dans une feuille de *Pisum sativum* paraît donc due à la concentration du pigment dans les chloroleucites et non au plus grand nombre de ces éléments.

Pour le *Teucrium Scorodonia* cette méthode de numération des chloroleucites n'est pas applicable. On ne peut arriver à isoler les chloroleucites, on parvient seulement à séparer les cellules les unes des autres.

§ 3. INFLUENCE DE L'ÉCLAIREMENT SUR LA STRUCTURE ANATOMIQUE.

Pensant trouver quelques renseignements dans la structure au point de vue de l'assimilation chlorophyllienne, nous avons fait l'étude anatomique des feuilles de *Teucrium Scorodonia* et de *Pisum sativum* provenant d'individus développés aux divers éclairagements.

Nous n'insisterons pas sur les différences purement anatomiques qui existent entre ces organes, ces différences ayant déjà été décrites par divers auteurs; nous insisterons seulement sur les caractères anatomiques intéressants au point de vue de la synthèse chlorophyllienne.

Les variations de la structure anatomique sont surtout très appréciables chez le *Teucrium Scorodonia*; aussi est-ce cette espèce dont nous nous occuperons en particulier.

En premier lieu, il faut considérer sur une coupe transversale l'aspect général de la feuille. Cet aspect est très sensiblement différent aux divers éclairagements ou mieux aux deux groupes d'éclairagements (V-IV) et (III-II).

La feuille à l'éclairement V (fig. 17) est très fortement mame-

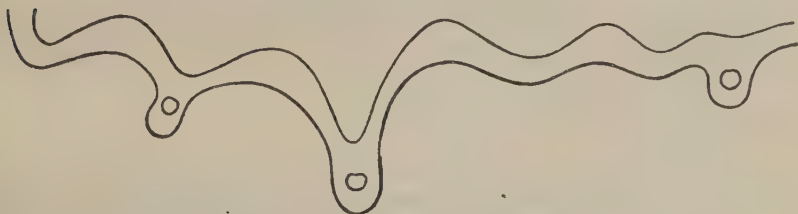


Fig. 17. — Aspect général d'une coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement V.

lonnée; elle présente des épaisseurs très variables: les mamelons pouvant avoir jusqu'à 145 μ d'épaisseur, et dans les dépressions qui y succèdent l'amincissement du limbe est tel qu'il peut ne présenter que 75 μ d'épaisseur. Il faut noter de plus que la nervure médiane est de dimensions très réduites, plus petite qu'aux autres éclairagements.

A l'éclairement IV (fig. 18) le limbe de la feuille est d'épaisseur constante et d'environ 130 μ , les vallonnements y sont

bien moins accusés et, au contraire de ce qui se produit à

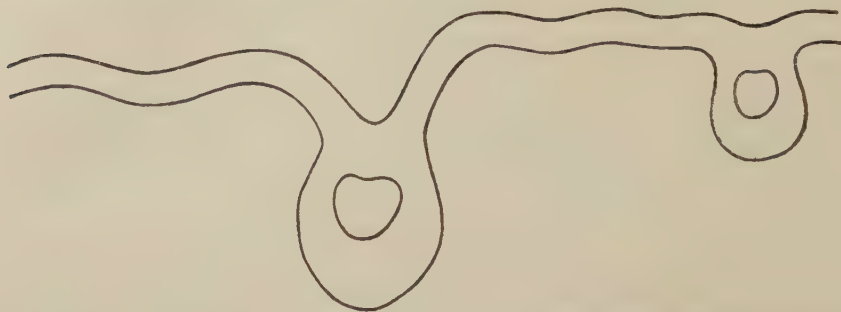


Fig. 18. — Aspect général d'une coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement IV. .

l'éclairement précédent, la nervure médiane est fortement développée.

A l'éclairement III (fig. 19) le limbe, d'épaisseur toujours constante, est plus mince ($85\ \mu$) ; les vallonements ne sont presque pas accusés et la nervure médiane reste forte, au

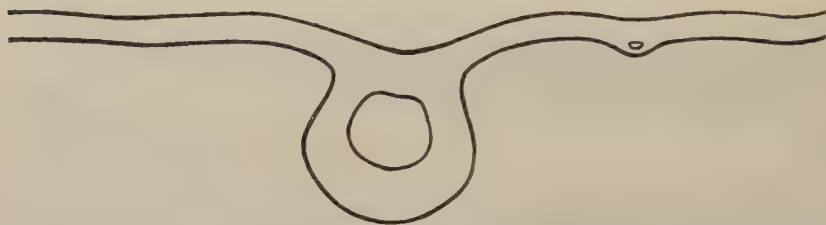


Fig. 19. — Aspect général d'une coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement II.

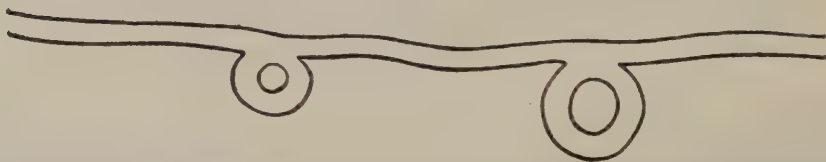


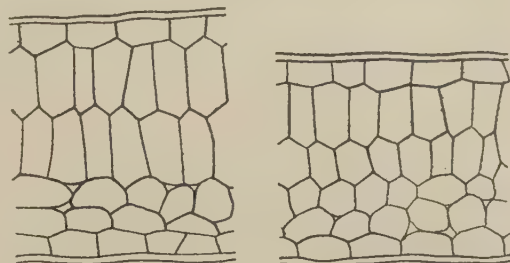
Fig. 20. — Aspect général d'une coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement II.

moins aussi développée que celle de la feuille provenant de la plante cultivée à l'éclairement IV. A l'éclairement II (fig. 20), les vallonements sont à peu près nuls ; l'épaisseur, toujours constante, devient encore plus faible ($65\ \mu$) et la nervure médiane est très sensiblement moins développée qu'aux éclai-

rements III et IV. A cet éclaircissement le développement global de la feuille est moins intense.

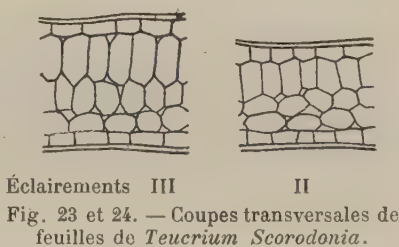
Si nous passons de la forme générale à la structure détaillée des feuilles, nous pouvons relever les différences suivantes entre les limbes des organes développés aux divers éclaircissements.

Il y a lieu de distinguer, aux quatre éclaircissements sous lesquels on a suivi stade par stade l'évolution de la plante, deux types de structure de feuilles adultes : 1° Un type correspondant aux intensités lumineuses V et IV, caractérisé par l'existence de deux assises palissadiques dans



Éclaircissements V IV
Fig. 21 et 22. — Coupes transversales de feuilles de *Teucrium Scorodonia*.

le limbe foliaire. A l'éclaircissement V les deux assises palissadiques sont très nettes, constituées par des éléments très allongés ; à l'éclaircissement IV la deuxième assise palissadique est moins bien différenciée ; 2° un type correspondant aux intensités lumineuses III et II caractérisé par l'existence d'une seule assise palissadique. Cette assise, à l'éclaircissement III, est nettement différenciée ; à l'éclaircissement II, les cellules tendent vers la forme isodiamétrique, elles sont peu allongées et en certains points toute différenciation en tissu palissadique disparaît.



Éclaircissements III II
Fig. 23 et 24. — Coupes transversales de feuilles de *Teucrium Scorodonia*.

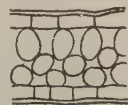


Fig. 25. — Coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclaircissement I.

Si l'on considère (fig. 25) les feuilles développées à l'éclaircissement I, que nous avons employées dans certaines de nos expériences complémentaires relatives au chapitre V, on voit que non seulement toute différenciation en tissu palissadique

disparaît, mais tout le parenchyme de la feuille est constitué par un tissu lacuneux. Il y a là, très nettement, un troisième type de structure vers lequel la feuille développée à l'éclairement II établit un passage.

Au point de vue des chloroleucites, l'examen microscopique des coupes colorées de *Teucrium Scorodonia* nous permet encore les constatations suivantes : le diamètre des chloroleucites varie chez les feuilles développées à des éclaircissements différents, il est maximum à l'éclairement II ; à cette intensité lumineuse le diamètre du grain de chlorophylle est compris entre $5\mu,4$ et $6\mu,3$. A l'éclairement III, il est compris entre $3\mu,6$ et $4\mu,5$. Enfin aux éclaircissements IV et V ce diamètre est assez difficilement appréciable ; en effet, à ces éclaircissements, les chloroleucites présentent la forme d'ellipses très allongées, de plus ils sont accolés les uns aux autres ; toutefois certains sont à peu près circulaires et présentent un diamètre de $3\mu,6$.

Notons enfin qu'à ces éclaircissements V et IV, les grains de chlorophylle sont placés contre les parois des cellules, tandis qu'ils sont répartis uniformément et occupent l'ensemble de la cavité cellulaire aux éclaircissements III et II.

Pisum sativum. — La structure anatomique du *Pisum sativum* ne révèle rien de particulier. Comme pour le *Teucrium Scorodonia*, on trouve deux assises palissadiques nettes à l'éclairement V et une seule à l'éclairement II ; ce sont là les structures extrêmes. Aux éclaircissements IV et III les feuilles qui s'y sont développées présentent des structures intermédiaires.

L'épaisseur des feuilles subit, avec la diminution de l'intensité lumineuse, la même marche descendante que celle constatée pour le *Teucrium Scorodonia*, la surface du limbe restant unie quel que soit l'éclairement considéré.

Le chloroleucite, toujours accolé aux parois cellulaires, ne paraît pas avoir subi de variation de grandeur appréciable ; seule l'intensité de sa coloration est très nettement plus forte à l'éclairement II qu'à l'éclairement V.

CHAPITRE II

ÉNERGIE ASSIMILATRICE. — SA MESURE.

Quand on expose une plante à la lumière dans une atmosphère riche en acide carbonique et que l'on détermine les quantités de gaz carbonique décomposé, ce que l'on mesure c'est la résultante de l'assimilation chlorophyllienne et de la respiration.

Disons de suite, la preuve en sera fournie plus loin, que dans les expériences dont nous allons rendre compte la respiration ne change pas le sens de cette résultante et le plus souvent en modifie peu la valeur. Par conséquent, dans ce qui suivra, c'est exclusivement la résultante de l'assimilation chlorophyllienne et de la respiration qui sera étudiée et les variations de cette résultante mesureront sensiblement les variations de l'énergie assimilatrice elle-même.

La méthode employée pour en déterminer la valeur est celle qui consiste dans l'exposition à la lumière, dans l'air confiné, de l'organe à étudier ; l'air confiné étant constitué par un mélange d'air et d'acide carbonique contenant de 10 à 12 p. 100 de ce dernier gaz,

La valeur de la résultante de la fonction chlorophyllienne et de la respiration est déterminée par le nombre de centimètres cubes de gaz carbonique disparu du mélange gazeux, en ramenant par le calcul le temps d'exposition à la lumière à une heure et le poids frais de la feuille exposée à 1 gramme ; en d'autres termes, c'est le nombre de centimètres cubes de gaz carbonique décomposé en une heure par l'unité de poids frais. C'est ce que nous appellerons CO_2 gramme-heure.

APPAREILS. — Les deux appareils qui nous ont servi pour la mesure de l'énergie assimilatrice sont la pipette à prises de gaz et l'appareil à analyse de Bonnier et Mangin.

Lorsqu'on a un grand nombre d'analyses à effectuer, la préparation fréquente de mélanges gazeux et leur analyse représente une perte de temps très appréciable ; il est avantageux de

constituer au début de son travail une sorte de réservoir de mélange gazeux dans lequel on peut puiser pendant plusieurs mois. Dans ce but on utilise avec avantage le dispositif représenté par la figure 26 et constitué de la façon suivante :

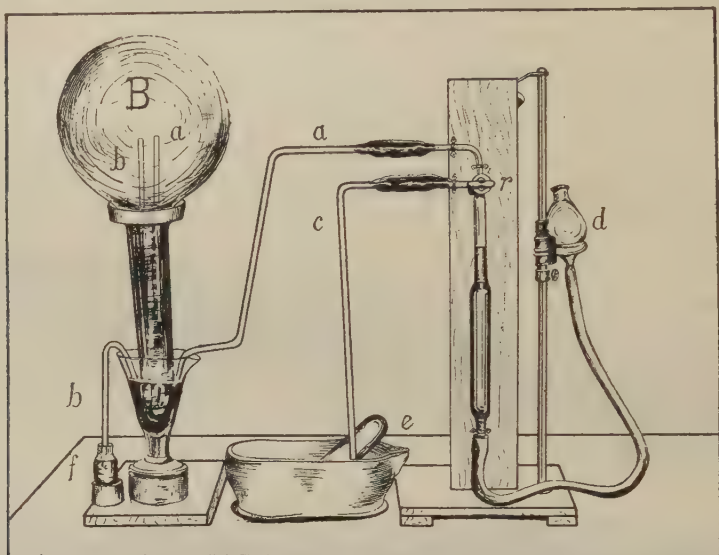


Fig. 26. — Dispositif pour la conservation et la prise du mélange gazeux.

- 1^o La pipette à prises de gaz ordinaire ;
- 2^o Un ballon de 6 à 12 litres, maintenu par un support en bois et reposant sur un verre à expériences rempli de mercure ;
- 3^o Trois tubes : l'un *a* relié à la branche supérieure de l'appareil à prises et pénétrant après une série de courbures dans le col du ballon B pour se terminer, à la partie supérieure de ce ballon, dans le mélange gazeux ; l'autre *b*, également recourbé, part du ballon à peu près au même niveau que le tube *a*, traverse le col et vient aboutir dans un flacon contenant du mercure ; l'extrémité plongeant dans le flacon est fermée par un capuchon en caoutchouc et le mercure assure une obturation complète. Le petit flacon repose sur un support facile à déplacer, tel qu'un bouchon de liège. Le troisième tube *c* est en communication avec la branche horizontale inférieure de l'appareil à prises et se rend dans une cuve à mercure.

PRÉPARATION DU MÉLANGE GAZEUX. — Il faut au préalable

pratiquer un vide partiel dans le ballon. Ce vide s'obtient par la manœuvre combinée de l'ampoule *d* et du robinet à trois voies de l'appareil à prises. L'air retiré du ballon B par la voie *a* est chassé ensuite par le tube *c*. On répète cette manœuvre jusqu'à ce que la colonne de mercure monte assez haut dans le col du ballon pour affleurer à la partie sphérique; le ballon est alors prêt pour la réception du gaz carbonique.

L'acide carbonique se prépare à l'aide du bicarbonate de soude chimiquement pur, introduit dans un tube à essai et chauffé légèrement; le tube à essai, à sa partie supérieure, porte un bouchon percé d'un trou qui laisse passer un tube de verre recourbé auquel est adapté un tube en caoutchouc. Ce dernier est mis en rapport avec l'extrémité inférieure du tube *b* que l'on a dégagé du flacon *f*.

On chauffe, CO_2 se dégage et la colonne de mercure s'abaisse dans le col du ballon. On arrête le dégagement de gaz carbonique au moment où la colonne n'atteint plus dans le col qu'un centimètre de hauteur au-dessus du niveau du mercure contenu dans le verre à expériences; on recoiffe de son capuchon de caoutchouc l'extrémité du tube *b* et on la replonge dans le flacon *f*.

Il reste à opérer le brassage du mélange gazeux au moyen d'une série de descentes et de montées de l'ampoule *d*, le robinet *r* faisant communiquer le tube *a*, à l'exclusion du tube *c*, avec le réservoir de l'appareil à prises.

Le mélange gazeux obtenu se conserve identique à lui-même, ainsi qu'en font foi les deux analyses suivantes, la première exécutée le 26 juillet, la deuxième le 13 septembre :

	26 juillet.	13 septembre.
Prise d'essai du mélange gazeux.	486,2	482
Volume après absorption par la potasse.	433,4	429,6
Différence.	52,8	52,4

En effectuant les calculs on trouve que le mélange gazeux renferme d'après le premier dosage 10,86 p. 100 d'acide carbonique et d'après le second 10,87.

C'est ce mélange gazeux qui a servi dans la préparation de la plupart des expériences.

PRISE DU VOLUME DE GAZ NÉCESSAIRE A UNE EXPÉRIENCE D'ASSI-

MILATION. — Pour procéder à une expérience d'assimilation, il faut introduire un volume déterminé de mélange gazeux dans une éprouvette généralement plate et contenant une feuille. Le passage d'un certain volume de gaz du ballon B dans l'éprouvette se fait par une manœuvre du robinet *r* et de l'ampoule *d*, maintes fois décrite par divers expérimentateurs.

Mais il faut connaître avec précision le volume du mélange gazeux introduit dans l'éprouvette. On pourrait croire que l'appareil à prises étant gradué à partir du robinet *r*, il suffirait de conduire dans l'éprouvette un volume déterminé de gaz, mesuré d'après cette graduation. Ce serait une erreur : car, à chaque expérience que l'on fait, la masse totale du gaz dans le ballon C diminue et la pression varie par conséquent ; de telle sorte qu'après un certain nombre d'expériences d'une même série, un volume déterminé de ce gaz mesuré dans l'appareil à prises correspond à une masse gazeuse très différente de ce même volume au début de la série de recherches.

Il faudrait donc, pour avoir toujours des résultats comparables, ramener par le calcul le volume puisé dans le ballon à une température et à une pression fixées.

On évite ces inconvénients, très réels dans le cas particulier de ce travail, par l'emploi d'éprouvettes jaugées.

La jauge des éprouvettes peut s'effectuer de la façon suivante :

La feuille est d'abord introduite dans l'éprouvette, puis on y verse un volume d'eau égal au volume de gaz que l'on veut employer ; on marque avec une étiquette le niveau d'affleurement, puis on rejette l'eau, et on remplit complètement l'éprouvette de mercure ; on la porte sur la cuve à mercure et au moyen de l'appareil à prises on introduit le gaz jusqu'au niveau marqué par l'étiquette, niveau qui détermine le volume de gaz désiré.

Ce procédé, qui dispense de tenir compte du volume des feuilles, est très pratique pour des feuilles à épiderme bien lisse ; il est défectueux pour des feuilles gaufrées, comme celles du *Teucrium Scorodonia*. Ces feuilles restent humides et retiennent des gouttelettes de mercure dont on ne peut se débarrasser. Ces gouttelettes, d'une part, forment écran, lors de l'exposition au soleil et diminuent la surface assimilante ; d'autre part, elles

ont sur la feuille une action toxique qui n'est pas négligeable.

Pour remédier à cet inconvénient, j'ai jaugé les éprouvettes avant d'y introduire la feuille ; mais alors il faut tenir compte du volume de cette feuille. Comme la densité des feuilles est très sensiblement égale à l'unité, il suffit de retrancher du volume accusé par le trait de jauge, le nombre exprimant le poids frais de la feuille.

On a ainsi très exactement, le volume de gaz employé.

CHOIX DE L'UNITÉ A LAQUELLE IL FAUT RAPPORTER LE VOLUME D'ACIDE CARBONIQUE DÉCOMPOSÉ. — On peut considérer dans une feuille, au point de vue du choix de l'unité, trois éléments : le poids frais, le poids sec et la surface.

De quoi est composé le poids frais ? D'éléments actifs et d'autres inactifs dans l'assimilation chlorophyllienne. Or, parmi les éléments inactifs dans le phénomène chlorophyllien, la plus grande masse est certainement représentée par la cellulose, la lignine et l'eau ; cellulose et lignine d'une part, eau d'autre part, modifient en *sens contraire* leurs valeurs respectives sous l'influence des diverses intensités lumineuses auxquelles sont soumises les plantes (voir chapitre I). Il est vraisemblable que les variations de signe contraire de ces deux groupes d'éléments inactifs ne se compensent pas exactement ; mais il est permis de penser que ces variations tendent à maintenir à un même taux le rapport de la substance active au poids frais pour les diverses feuilles développées aux différents éclairéments.

Par conséquent, les rapports existant entre les poids frais des feuilles développées aux divers éclairéments rendront compte d'une manière assez satisfaisante des rapports existant entre les masses actives des mêmes feuilles développées aux mêmes éclairéments.

Voyons maintenant de quoi est composé le poids sec. Il est composé, comme le poids frais, d'éléments actifs et d'éléments inactifs dans l'assimilation chlorophyllienne, mais ces derniers éléments ne sont plus représentés que par la cellulose et la lignine. Or la cellulose et la lignine augmentent avec l'éclairément ; par suite les rapports de la substance active au poids sec total varient à chacun des éclairéments, sont d'autant plus différents que l'on considère des éclairéments plus éloignés, et

cette variation n'est pas équilibrée, comme dans le cas du poids frais, par une variation en sens contraire, celle de la teneur en eau.

Par conséquent les rapports existant entre les poids secs des feuilles développées aux divers éclairéments rendront compte d'une manière beaucoup moins exacte des rapports existant entre les masses actives de ces feuilles; le choix de l'unité de poids frais comme unité à laquelle il faut rapporter la quantité d'acide carbonique décomposé, afin de mesurer les diverses énergies assimilatrices, se trouve donc plus justifié que le choix de l'unité de poids sec.

Considérons maintenant notre troisième élément, c'est-à-dire la surface.

Nous avons vu que par unité de poids frais cette grandeur varie beaucoup avec l'éclairement (Ch. I); la variation est surtout très importante chez le *Teucrium Scorodonia*.

Chez cette plante, la surface pour un même poids frais est à l'éclairement II environ deux fois plus grande qu'à l'éclairement V; à tel point qu'une même unité de surface représente à l'éclairement II, en poids, 55 parties de feuilles, alors qu'à l'éclairement V cette même unité en représente 108 parties.

Si nous rapportons donc à l'unité de surface le nombre de centimètres cubes d'acide carbonique décomposé, nous exprimerions l'énergie assimilatrice de 108 parties de feuilles à l'éclairement V et de 55 parties seulement à l'éclairement II.

Il y a de fortes présomptions pour que l'énergie assimilatrice d'une quantité de substance active représentée par le nombre 108 soit, dans n'importe quelle condition de luminosité, supérieure à celle représentée par le nombre 55.

En tout cas, des variations de peu d'importance ne pourraient être constatées.

Ce sont ces considérations qui nous ont fait, dans notre travail, abandonner l'unité de surface et rapporter l'énergie assimilatrice à l'unité de poids frais; nous avons vu plus haut que le poids frais d'une feuille est assez sensiblement proportionnel aux quantités de matière vivante entrant en jeu.

On peut faire au choix de l'unité de poids frais l'objection suivante :

En choisissant l'unité de poids frais, on compare d'un côté une grande surface, de l'autre une surface petite ; la quantité de lumière reçue par la grande surface est plus grande que celle reçue par la petite et l'assimilation sera donc plus intense pour la première que pour la seconde.

On peut schématiser ainsi les deux surfaces à comparer et leurs tissus correspondants, lorsqu'on se sert de l'unité de poids frais :

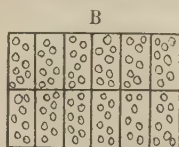


Fig. 27. — Feuille mince à grande surface. Fig. 28. — Feuille épaisse à petite surface.

La lumière reçue par la feuille A est évidemment plus grande que celle reçue par la feuille B ; mais cette lumière reçue en A n'est pas entièrement utilisée pour avoir traversé une assise de cellules à chlorophylle (Griffon) (1) ; une partie seulement de la lumière reçue en A est utilisée.

En B la lumière reçue est moins grande ; mais elle est utilisée d'une façon plus complète, elle agit encore sur la chlorophylle de la deuxième assise et au total la lumière sous cette plus faible surface peut frapper des quantités aussi grandes de chloroleucites.

La différence réside plutôt dans la manière dont tissus et chloroleucites sont disposés. Le dispositif A est celui des feuilles développées à une faible lumière ; le dispositif B est celui des feuilles développées à une forte intensité lumineuse.

Schématisons les dispositifs A et B lorsqu'on compare les unités de surface :

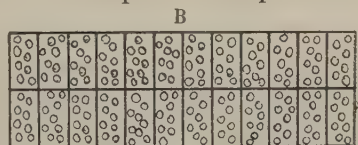
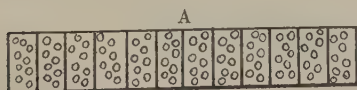


Fig. 29. — Feuille mince de poids faible. Fig. 30. — Feuille épaisse et de poids fort.

En A et en B les quantités de lumière reçues sont égales, mais en B la lumière est utilisée par une quantité double

(1) *Loc. cit.*

de chloroleucites ; il semble donc qu'on ne puisse rapprocher les résultats ; B, dans presque tous les cas et surtout dans le cas d'une vive lumière, aura, rapportée à l'unité de surface, une énergie assimilatrice plus grande que A.

Si nous considérons que la densité des feuilles vertes et fraîches est très voisine de 1, nous verrons que l'unité de poids frais choisie n'est autre chose que l'unité de volume, et il paraît logique d'admettre que, sous un même volume, des feuilles vertes de constitution identique devront avoir la même énergie assimilatrice ; que si la structure est différente, nous devons avoir — une même quantité d'éléments entrant en jeu — des énergies assimilatrices différentes, tout au moins vis-à-vis d'une même intensité lumineuse ; enfin des énergies assimilatrices semblables dans le cas de luminosités différentes et d'adaptation de la structure à ces luminosités.

DURÉE DE L'EXPOSITION A LA LUMIÈRE. — Pendant la durée d'une expérience la teneur du mélange gazeux en gaz carbonique diminue progressivement par suite même du phénomène de l'assimilation. Or cette teneur n'est pas sans influence sur l'intensité de l'énergie assimilatrice. Par conséquent la durée de l'expérience ne doit pas être trop longue. Des expériences nombreuses déjà faites à ce point de vue ont montré que l'assimilation se produit dans des conditions suffisamment identiques à elles-mêmes quand la proportion d'acide carbonique ne varie que dans les limites de 5 à 10 p. 100. D'autre part, l'expérience doit durer assez longtemps pour que les résultats obtenus soient suffisamment accentués. Il y avait donc lieu de faire des expériences préalables, pour savoir combien de temps devait approximativement durer l'exposition à la lumière suivant l'intensité lumineuse, avec un poids donné de feuilles assimilant dans un volume donné de mélange gazeux.

Des expériences multipliées, avec au début 10 p. 100 environ de gaz carbonique, ont fourni un ensemble de résultats que l'on peut résumer de la manière suivante :

Le volume du mélange gazeux dans lequel on fait assimiler la feuille doit être exprimé, en centimètres cubes, par le même nombre que celui qui donne en centigrammes le poids frais de la feuille.

Suivant l'intensité lumineuse, la durée de l'expérience peut varier entre vingt minutes et une heure et demie.

Il va sans dire que si le volume gazeux total était plus grand par rapport au poids de la feuille, l'expérience pourrait durer plus longtemps.

Ci-dessous se trouvent relatés les résultats obtenus dans une série d'expériences faites dans les conditions de poids de feuilles et de volume de mélange gazeux qui viennent d'être indiquées.

1 gramme de poids frais de feuille a décomposé dans une heure :

2^{me},7 d'acide carbonique par un temps couvert avec pluie fine par instants.

5^{me},2 par un temps couvert avec nuages blancs.

7^{me},4 par un beau soleil mais avec nuages blancs dans le ciel.

8^{me},9 par un beau soleil avec ciel entièrement découvert.

Le calcul montre alors que pour faire descendre la proportion de gaz carbonique de 10 à 5 p. 100 il faut :

Dans le premier cas (intensité lumineuse A.)	1 h. 51 m.
— deuxième cas (— — — — — B.)	0 h. 53 m.
— troisième cas (— — — — — C.)	0 h. 40 m.
— quatrième cas (— — — — — D.)	0 h. 33 m.

Ces nombres représentent la durée maxima d'une expérience aux éclairéments considérés. Mais il est préférable de se tenir au-dessous de ces temps, sans toutefois s'écarter trop des chiffres que nous venons de rapporter, afin d'avoir toujours des volumes d'acide carbonique décomposé assez considérables.

Il restera à l'expérimentateur à apprécier chaque fois l'intensité lumineuse dont il dispose et à juger, d'après cette intensité, de la durée qu'il devra consacrer à son expérience.

Les quatre intensités lumineuses considérées (A. B. C. D.) se sont produites du 15 juin au 15 septembre, à une heure à peu près identique, toujours comprise entre 10 h. 30 et 12 h. 30.

On comprend facilement que si on veut opérer à des intensités lumineuses voisines il faut choisir un même temps clair, à une heure toujours pareille. Voici, à titre d'exemple, quelques chiffres obtenus par un beau temps très lumineux à des heures différentes. Ces expériences ont eu lieu du 16 au 27 septembre,

avec des feuilles de *Teucrium Scorodonia* développées en plein soleil.

Heure de l'expérience d'assimilation.	Valeur de CO ² gramme-heure.
De 11 heures à midi.....	6,26
De 1 heure à 2 heures.....	4,47
De 2 heures à 3 heures.....	2,92
De 3 h. 30 à 4 h. 30.....	1,66

DISPOSITIF EMPLOYÉ POUR L'EXPOSITION A LA LUMIÈRE. — Le dispositif varie avec chacune des trois séries d'expériences effectuées. Nous nous proposons en effet :

1^o D'étudier l'assimilation aux mêmes intensités lumineuses que celles sous lesquelles les diverses feuilles se sont développées.

2^o D'étudier l'assimilation à un même éclaircissement — qui est la lumière solaire directe — des feuilles développées aux diverses intensités lumineuses.

3^o De comparer, pour une feuille donnée, son assimilation à la lumière solaire directe et à l'intensité lumineuse dans laquelle cette feuille s'est développée.

Lorsque nous nous sommes contentés de rechercher l'intensité de l'énergie assimilatrice des différentes feuilles à la lumière solaire, le dispositif employé pour l'exposition à lumière a été le suivant : nous avons plongé les éprouvettes contenant les feuilles, dans une cuve en verre à faces parallèles pleine d'eau constamment renouvelée (fig. 31).

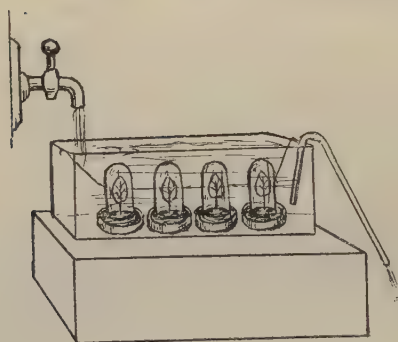


Fig. 31. — Dispositif pour l'assimilation à la lumière solaire directe.

Quand nous avons dû mesurer l'énergie assimilatrice pour les feuilles des différentes plantes, aux luminosités mêmes sous lesquelles ces plantes ont été cultivées, nous avons employé le dispositif suivant (fig. 32) :

Nous avons fait construire une réduction des abris sous lesquels les plantes se développent; ces abris réduits consis-

tent en de petits cubes des mêmes toiles que celles qui constituent les tentes-abris.

Nous avons fait assimiler les feuilles en plaçant les éprouvettes sous ces abris réduits. Une difficulté se présentait : obtenir l'égalité de température dans toutes les éprouvettes ; cette égalité de température est obtenue au moyen d'une circulation d'eau froide autour des éprouvettes.

Chaque éprouvette est placée sur un petit cristallisoir

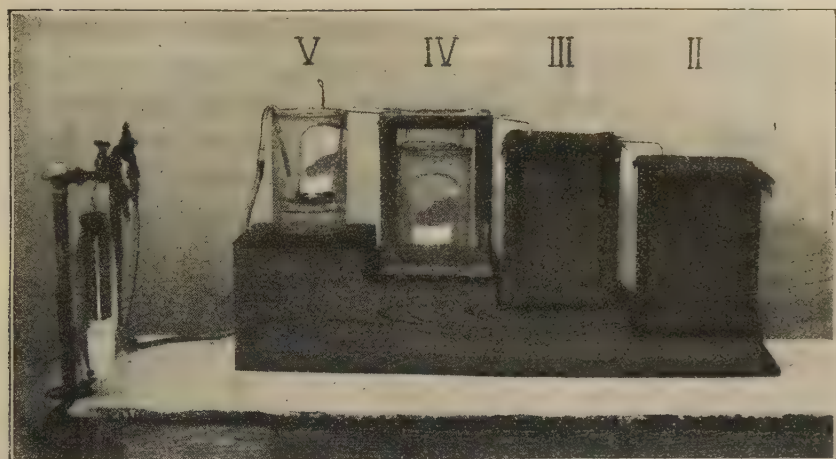


Fig. 32. — Dispositif pour l'assimilation aux éclaircements sous lesquels les feuilles se sont développées.

contenant du mercure et le tout plongé dans un grand cristallisoir dans lequel l'eau circule. La figure 32 indique le dispositif adopté pour obtenir ce résultat. Les quatre grands cristallisoirs sont disposés à la suite les uns des autres en gradins ; le premier est exposé à la lumière solaire directe, les autres recouverts respectivement des cubes en toile qui y réalisent l'éclaircissement voulu. Le premier cristallisoir, le plus élevé, reçoit directement l'eau venant d'une conduite générale, et des siphons traversant les faces supérieures des cubes de toile conduisent cette eau successivement dans les trois autres cristallisoirs.

La base du bâti en bois qui supporte tous les cristallisoirs et repose sur une table présente une légère incurvation ; on peut ainsi aisément faire pivoter ce bâti sur lui-même. En prati-

quant cette opération de temps en temps, à mesure que le soleil tourne, on maintient toujours la direction de la lumière incidente sensiblement perpendiculaire à la surface des feuilles. Cette dernière condition est encore plus parfaitement obtenue par ce fait que l'on incline légèrement les éprouvettes dans le sens convenable.

Pour constater si la température reste constante dans l'atmosphère gazeuse ou sont les feuilles, on place dans le premier cristalliseur, à côté de l'éprouvette en expérience, une éprouvette témoin. Cette dernière (fig. 33) est fermée à sa partie supérieure par un bouchon que traverse un thermomètre, et au fond on a placé du mercure en quantité suffisante pour délimiter un espace clos semblable à celui où sont enfermées les feuilles.



Fig. 33. — Éprouvette témoin de la température.

La température extérieure a été pendant plusieurs expériences de 22° à 26° . Sans l'action refroidissante de l'eau, nous avons constaté que dans l'espace clos contenant les feuilles la température atteignait rapidement 30° à 32° . Au contraire, quand on faisait passer le courant d'eau, le thermomètre de l'éprouvette témoin dont nous venons de parler se maintenait à 18° ou $18^{\circ},5$. Ce résultat est d'autant plus satisfaisant que c'est dans l'éprouvette exposée à la lumière solaire directe que l'on devait craindre surtout une élévation de température.

Par conséquent, la seule différence qui existait entre les milieux réalisés dans les éprouvettes était l'intensité de l'éclairement.

Pour pouvoir comparer, chez plusieurs feuilles données, l'énergie assimilatrice produite à la lumière solaire directe à l'énergie assimilatrice produite aux lumières sous lesquelles ces feuilles se sont développées, nous modifions le dispositif précédent de la manière suivante : le premier cristalliseur est remplacé par une cuve à faces parallèles dans laquelle nous avons placé quatre éprouvettes contenant chacune une feuille développée à l'un des quatre éclairagements considérés. Les trois dernières éprouvettes de cette cuve fournissent les élé-

ments de comparaison avec les trois feuilles que l'on fait assimiler en même temps sous les trois cubes de toile du dispositif précédent.

MARCHE D'UNE EXPÉRIENCE D'ASSIMILATION. — La récolte des feuilles a toujours été faite vers neuf ou dix heures du matin ; il faut déterminer immédiatement le poids frais de chaque feuille et, rapidement, les feuilles pesées sont ensuite introduites dans les éprouvettes jaugées.

On remplit de mercure avec précaution les éprouvettes contenant les feuilles ; l'une d'elles, qui sera la première, est renversée sur la cuve à mercure, en évitant toute entrée d'air, puis, à l'aide de l'appareil à prises, la quantité de mélange gazeux reconnue nécessaire est introduite. Le gaz doit être introduit lentement, par petites bulles, car l'arrivée brusque d'une trop grosse masse gazeuse fait baisser très rapidement le niveau du mercure et celui-ci entraîne avec lui la feuille et la froisse fortement.

Il resté encore à introduire, et cela à l'aide d'un tube capillaire recourbé et effilé, une gouttelette d'eau. A ce moment, l'éprouvette est portée à l'obscurité sous une cloche de verre enduite de vernis noir.

Il faut éviter avec soin un excès dans l'addition d'eau, à cause des différences de solubilité de l'oxygène et du gaz carbonique dans ce liquide, différences qui détermineraient des modifications importantes dans la composition du mélange gazeux avant l'expérience d'assimilation. La gouttelette d'eau est destinée à préserver la feuille des vapeurs de mercure.

On opère de même pour toutes les feuilles qui doivent être soumises à l'expérience, et ce n'est que lorsque cette première partie de la mise en marche est terminée qu'on place rapidement les diverses éprouvettes à la lumière dans les cristallisoirs qui leur sont destinés. De cette façon toutes les feuilles sont exposées à une intensité lumineuse identique. Pour qu'elles y demeurent le même temps, il faut, à la fin de l'expérience, retirer les diverses éprouvettes dans le même ordre que celui qui a été suivi pour leur exposition à la lumière.

A mesure qu'elles sont retirées de la lumière, les éprouvettes sont reportées sous une cloche noircie. Puis, dans chacune, il

reste à faire une prise de gaz. Les prises de gaz s'effectuent en faisant passer des éprouvettes ci-dessus, et à l'aide de l'appareil à prises de gaz, une fraction du mélange gazeux dans un petit tube à analyse préparé à cet effet.

Tous ces petits tubes, soigneusement étiquetés, sont placés sur le mercure, dans des verres à expériences, et l'analyse des divers mélanges gazeux qu'ils contiennent peut se pratiquer à loisir.

Les analyses ont été faites à l'aide de l'appareil Bonnier et Mangin. Nous les avons exécutées avec les précautions nécessaires pour obtenir les résultats les plus précis. Les lectures à cet appareil ont été faites au moyen de la loupe de Brücke.

ASSIMILATION DE MOITIÉS DE FEUILLES OU DE FEUILLES ENTIÈRES.

— Pour avoir les matériaux le plus comparable possible, il peut être recommandé de se servir de deux moitiés d'une même feuille, au lieu de se servir de deux feuilles entières choisies très semblables, mais toujours cependant quelque peu différentes.

J'ai constaté que l'énergie assimilatrice des feuilles mutilées de *Teucrium Scorodonia* était considérablement diminuée et dans des proportions variables avec les feuilles observées.

Pour le *Pisum sativum*, j'ai obtenu des résultats plus satisfaisants, cependant j'ai adopté, pour les deux espèces, l'emploi de feuilles entières qui présentent l'avantage de se rapprocher le plus possible des conditions naturelles.

Les feuilles comparées ont été choisies intactes. Elles correspondent, pour le *Teucrium Scorodonia*, aux deux feuilles opposées d'un même entre-nœud, et, pour le *Pisum sativum*, à deux folioles opposées d'une même feuille.

Voici, à titre d'exemple, les résultats obtenus avec des feuilles semblables, à une même luminosité :

<i>Teucrium Scorodonia</i> , 10 septembre, CO ² gramme-heure.	{ 2,65
	{ 2,98
<i>Teucrium Scorodonia</i> , 20 septembre, CO ² gramme-heure.	{ 7,56
	{ 7,18
	{ 7,28
<i>Pisum sativum</i> , 22 août, CO ² gramme-heure	{ 3,40
	{ 3,49
	{ 3,18

Les résultats obtenus sont donc suffisamment voisins pour justifier l'emploi des feuilles entières.

On doit, bien entendu, porter toute son attention sur la teinte des feuilles, qui doit être semblable pour les deux feuilles comparées.

Une feuille vert jaunâtre de *Teucrium Scorodonia* nous a donné pour valeur de l'énergie assimilatrice en CO² gramme-heure 6,02 tandis que la feuille opposée, qui avait la teinte verte normale, donnait, dans les mêmes conditions de luminosité, 8,24 (12 août).

CHAPITRE III

ÉNERGIE ASSIMILATRICE AUX ÉCLAIREMENTS SOUS LESQUELS LES FEUILLES SE SONT DÉVELOPPÉES.

L'objet de ce chapitre est de mesurer et comparer l'énergie assimilatrice des feuilles développées sous les divers éclairagements, le phénomène de l'assimilation ayant lieu aux éclairagements respectifs sous lesquels ces feuilles se sont développées.

L'énergie assimilatrice que nous obtenons ainsi n'est pas celle des plantes entières, mais celle d'une de leurs feuilles ou folioles, prise à un stade déterminé du développement de l'individu; nos conclusions par conséquent ne porteront d'une manière directe que sur les modifications de l'énergie assimilatrice chez la feuille; nous verrons cependant qu'il sera parfois possible d'étendre ces conclusions à la plante entière.

Les plantes en expériences sont, nous l'avons dit, le *Pisum sativum* et le *Teucrium Scorodonia*, et les mesures de l'énergie assimilatrice ont été effectuées à différents stades du développement de la plante.

Pour le *Pisum sativum*, les quatre stades observés ont été : deux feuilles développées, quatre feuilles développées, plante en fleurs et plante en fruits. Pour le *Teucrium Scorodonia*, il n'y a eu que trois stades étudiés, correspondant à quatre, six et douze feuilles développées; la plante ayant été étudiée dans la première année de son développement, les stades de la floraison et de la fructification n'ont pu être envisagés.

Exposition des résultats. — Les résultats sont exposés de la façon suivante : à chaque stade du développement sont indiqués pour chaque feuille : 1^o le détail des analyses à partir de la prise d'essai du mélange gazeux ; 2^o les nombres représentant la proportion de gaz carbonique du mélange gazeux après assimilation ; 3^o les éléments pour le calcul de l'énergie assimilatrice en CO² gramme-heure.

Les nombres représentant la valeur de CO² gramme-heure sont réunis dans un tableau qui facilite les comparaisons.

Pour chaque plante les résultats sont interprétés à l'aide de courbes. On obtient ces courbes en portant sur la ligne des abscisses les éclairissements et en ordonnées les valeurs correspondantes de l'énergie assimilatrice des différentes feuilles.

Dans cet exposé de résultats :

p représente le poids frais de la feuille exprimé en milligrammes ;

v , le volume en centimètres cubes du mélange gazeux employé pour constituer l'atmosphère confinée ;

t , la température ;

d , la durée de l'expérience exprimée en heures ;

m , la proportion pour cent de gaz carbonique du mélange gazeux avant chaque expérience ;

m' , la proportion pour cent de gaz carbonique restant après l'assimilation.

Pour obtenir la valeur de CO² gramme-heure, c'est-à-dire le nombre de centimètres cubes de gaz carbonique décomposé en une heure par un *gramme* de poids frais de feuilles, il suffit d'appliquer la formule suivante :

$$\text{CO}^2 \text{ gramme-heure} = \frac{10 v (m - m')}{pd}$$

L'explication de cette formule est la suivante :

Le volume de gaz carbonique existant au début de l'expérience est évidemment, exprimé en centimètres cubes, $\frac{m}{100} v$; le volume de ce même gaz à la fin de l'expérience est $\frac{m'}{100} v$; le volume décomposé est donc $\frac{(m - m')}{100} v$.

Ce volume a été décomposé pendant une durée d , et par un poids p de la feuille ; la quantité décomposée par un milligramme de feuilles en une heure sera $\frac{(m-m')v}{100 \times pd}$, et, si l'on rapporte à un gramme de feuilles, ce poids sera mille fois plus grand, soit $\frac{(m-m')v}{100 \times pd} \cdot 1000$ ou en simplifiant $\frac{10v(m-m')}{pd}$.

Les nombres ainsi trouvés correspondent à la résultante de l'assimilation et de la respiration ; les volumes réels de gaz carbonique décomposé dans le phénomène chlorophyllien sont donc plus forts que ne l'indiquent les nombres des différents tableaux.

Une série d'expériences ont été faites pour apprécier la valeur des différences qui existent entre les résultats que nous indiquerons et ceux qui représentent réellement l'assimilation chlorophyllienne. Les deux tableaux ci-dessous donnent la valeur de CO_2 gramme-heure dans les deux cas et la différence représentant le phénomène respiratoire.

Valeur de CO_2 gramme-heure pour le *Pisum sativum*.

ÉCLAIREMENTS. (1)	RÉSULTANTE de l'assimilation et de la respiration. (2)	ASSIMILATION seule. (3)	DIFFÉRENCE en plus ou respiration. (4)
II.....	1,17	1,71	0,54
III.....	1,44	2,27	0,83
IV.....	3,66	4,23	0,57
V.....	5,20	5,86	0,66

Valeur de CO_2 gramme-heure pour le *Teucrium Scorodonia*.

ÉCLAIREMENTS.	RÉSULTANTE de l'assimilation et de la respiration.	ASSIMILATION seule.	DIFFÉRENCE en plus ou respiration.
II.....	3,89	4,61	0,72
III.....	6,88	7,82	0,94
IV.....	5,70	6,75	1,05
V.....	6,63	7,40	0,77

On voit que les chiffres de la deuxième et de la troisième colonne de chacun des tableaux restent du même ordre de grandeur relatif. Cela nous permettra dans la suite de prendre toujours la résultante comme mesurant avec une approximation suffisante l'énergie assimilatrice.

Cette manière de faire est d'autant plus justifiée que toutes nos expériences sont comparatives, et que si le rapport existant entre les échanges respiratoires et chlorophylliens varie avec l'éclairement, ces variations ne peuvent changer en rien le sens des relations constatées.

Ceci posé, voici dans leur détail les opérations effectuées et les résultats obtenus :

A. *Pisum sativum*.

PREMIER STADE : DEUX FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$$p = 60; \quad v = 10; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ},5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	490
Volume après absorption par KOH	441,5
CO ²	48,5
CO ² p. 100 ou m'.....	9,90
CO ² gramme-heure.....	1,60

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$$p = 61; \quad v = 10; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ},5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	479,8
Volume après absorption par KOH	438,9
CO ²	40,9
CO ² p. 100 ou m'.....	8,53
CO ² gramme-heure.....	3,82

3^o Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$$p = 86; \quad v = 10; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ},5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	489,2
Volume après absorption par KOH	453,5
CO ²	35,7
CO ² p. 100 ou m'.....	7,30
CO ² gramme-heure.....	4,08

4^o Feuille de plante développée à l'éclairement V.

$$p = 81,6 \quad v = 10; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ},5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	488,2
Volume après absorption par KOH.....	459,4
CO ²	28,8
CO ² p. 100 ou m'.....	5,90
CO ² gramme-heure.....	6,08

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille développée à l'éclairement	Mise à assimiler à l'éclairement.		CO ² gramme-heure.
		II.	II	
	—	III.	III	1,60
	—	IV.	IV	3,82
	—	V.	V	4,08
				6,08

Nous voyons d'après cette série de résultats qu'au stade deux feuilles développées, c'est-à-dire après un très court séjour sous les abris, l'énergie assimilatrice des feuilles, mesurée à une intensité lumineuse identique à celle sous laquelle ces feuilles se sont développées, est d'autant plus grande que cette intensité est plus forte.

L'énergie assimilatrice maxima été trouvée à l'intensité lumineuse maxima et, si l'on considère des intensités lumineuses décroissantes, on constate que les diverses énergies assimilatrices correspondantes prennent aussi des valeurs décroissantes.

DEUXIÈME STADE : QUATRE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 81$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	501,9
Volume après absorption par KOH.....	452,5
CO ²	49,4
CO ² p. 100 ou m'.....	9,84
CO ² gramme-heure.....	1,89

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 128$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	493,8
Volume après absorption par KOH.....	450,6
CO ²	43,2
CO ² p. 100 ou m'.....	8,75
CO ² gramme-heure.....	2,47

3^o Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 162$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	484,0
Volume après absorption par KOH.....	460,3
CO ²	23,7
CO ² p. 100 ou m'.....	4,90
CO ² gramme-heure.....	5,52

4^o Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$$p = 159; \quad v = 15; \quad d = 4; \quad m = 10,86; \quad t = 48^{\circ},5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	487,6
Volume après absorption par KOH.....	472,0
CO ²	15,6
CO ² p. 100.....	5,32
CO ² gramme-heure.....	5,23

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille développée à l'éclairement	Mise à assimiler à l'éclairement.		CO ² gramme-heure
		II.	II	
	—	—	—	1,89
	—	III.	III	2,47
	—	IV.	IV	5,52
	—	V.	V	5,23

Nous voyons ici qu'à un stade plus avancé, après un séjour plus long sous les abris, les feuilles, au point de vue de l'énergie assimilatrice, se divisent en deux groupes : II-III et IV-V. Dans le groupe IV-V, la feuille développée à l'éclairement IV et assimilant à cette même intensité lumineuse IV possède une énergie assimilatrice sensiblement égale à celle de la feuille développée à l'éclairement V et assimilant à cette même intensité lumineuse V. Or les résultats exposés dans le chapitre I^{er} montrent que la feuille développée à l'éclairement IV renferme plus de chlorophylle que la feuille développée à l'éclairement V; on pourrait donc expliquer les valeurs semblables de l'énergie assimilatrice pour des intensités lumineuses différentes (IV et V) par une différence dans le contenu chlorophyllien.

L'augmentation de la chlorophylle dans la feuille développée à l'éclairement IV compenserait — au point de vue des échanges gazeux chlorophylliens — la diminution de l'intensité lumineuse à laquelle cette feuille se trouve exposée.

Dans le groupe II-III on constate que les valeurs des énergies assimilatrices mesurées restent sensiblement proportionnelles aux valeurs des intensités lumineuses auxquelles les feuilles se trouvent exposées.

Or, les résultats mis en évidence dans le chapitre I^{er} montrent que la feuille développée à l'éclairement II renferme une proportion de chlorophylle identique à celle de la feuille développée à l'éclairement III. Nous venons de voir que l'identité de l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement IV et de celle de la feuille développée à l'éclairement V peut s'expliquer par ce fait que la diminution de l'intensité lumineuse est compensée par l'augmentation du contenu chlorophyllien. La moindre intensité de l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement II par rapport à celle de la feuille développée à l'éclairement III s'explique alors par ce fait que la diminution de l'intensité lumineuse n'est pas compensée par une augmentation du contenu chlorophyllien. Nous trouvons donc ici une confirmation de l'hypothèse formulée plus haut.

Si maintenant nous comparons les feuilles du groupe II-III à celles du groupe IV-V au point de vue de l'énergie assimilatrice, nous constatons que cette énergie a une valeur bien moindre dans le premier groupe que dans le second.

D'autre part les résultats du chapitre I^{er} nous montrent cependant que ces feuilles du premier groupe, à énergie assimilatrice faible, contiennent plus de chlorophylle que celles du deuxième groupe, à énergie assimilatrice forte.

La plus grande quantité de chlorophylle des feuilles du premier groupe ne suffit donc pas, au point de vue des échanges gazeux chlorophylliens, à compenser ici la diminution d'intensité lumineuse.

TROISIÈME STADE : FLORAISON.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 80$; $v = 20$; $d = 3$; $m = 11,10$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial.....	397,7
Volume après absorption par KOH.....	362,5
CO ²	35,2
CO ² p. 100 ou m'	8,85
CO ² gramme-heure.....	1,88

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 206$; $v = 20$; $d = 3$; $m = 11,10$; $t = 18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	397,
Volume après absorption par KOH.....	384,0
CO ²	13,8
CO ² p. 100 ou m'.....	3,47
CO ² gramme-heure.....	2,47

3^e Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$$p = 230; \quad v = 40; \quad d = 3; \quad m = 11,40; \quad t = 18^{\circ},5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	401,0
Volume après absorption par KOH.....	384,7
CO ²	16,3
CO ² p. 100 ou m'.....	4,07
CO ² gramme-heure.....	4,08

4^e Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$$p = 227; \quad v = 40; \quad d = 3; \quad m = 11,40; \quad t = 18^{\circ},5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	406,0
Volume après absorption par KOH.....	390,9
CO ²	15,1
CO ² p. 100 ou m'.....	3,72
CO ² gramme-heure.....	4,33

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille développée à l'éclairement	Mise à assimiler à l'éclairement		CO ² gramme-heure
		II.	II	1,88
	— —	III.	III	2,47
	— —	IV.	IV	4,08
	— —	V.	V	4,33

A ce troisième stade nous trouvons, comme au stade précédent (4 feuilles développées), des valeurs à peu près semblables pour les énergies assimilatrices des feuilles développées à l'éclairement IV assimilant à la luminosité IV et des feuilles développées à l'éclairement V assimilant à la luminosité V; cette similitude s'explique, comme précédemment, par une plus grande quantité de chlorophylle dans les feuilles développées à une moindre lumière.

La division en deux groupes reste accusée; les feuilles II et III (premier groupe) ne peuvent arriver à compenser le peu de lumière mise à leur disposition, et les valeurs de leurs énergies assimilatrices sont toujours très faibles et éloignées de celles du deuxième groupe, et proportionnelles aux diverses valeurs des intensités lumineuses.

QUATRIÈME STADE: FRUCTIFICATION.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II. $p=49$; $v=10$; $d=1$; $m=10,86$; $t=18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	461,4
Volume après absorption par KOH.....	416,9
CO ²	44,5
CO ² p. 100 ou m'	9,64
CO ² gramme-heure.....	2,50

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III. $p=103,6$; $v=20$; $d=1$; $m=10,86$; $t=18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	467,8
Volume après absorption par KOH.....	423,4
CO ²	44,4
CO ² p. 100 ou m'	9,06
CO ² gramme-heure.....	3,47

3^o Feuille de plante développée à l'éclairement IV. $p=188$; $v=20$; $d=1$; $m=10,86$; $t=18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	437,8
Volume après absorption par KOH.....	439,9
CO ²	17,9
CO ² p. 100 ou m'	3,92
CO ² gramme-heure.....	7,38

4^o Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe). $p=145$; $v=20$; $d=1$; $m=10,86$; $t=18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	445,1
Volume après absorption par KOH.....	423,0
CO ²	22,1
CO ² p. 100 ou m'	4,97
CO ² gramme-heure.....	8,12

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :				Mise à assimiler à l'éclairement.	CO ² gramme-heure
{	Feuille développée à l'éclairement	II.	II		2,50
	—	—	III.	III	3,47
	—	—	IV.	IV	7,38
	—	—	V.	V	8,12
	—	—			

Les résultats ci-dessus sont du même ordre que ceux obtenus aux deux stades précédents; les énergies assimilatrices des feuilles développées aux éclaircissements IV et V restent voisines.

Le groupe à énergie assimilatrice faible est toujours constitué par les feuilles développées aux éclairéments II et III, qui n'ont pu compenser suffisamment le manque de luminosité malgré l'augmentation de leur contenu chlorophyllien et malgré les diverses modifications de leur morphologie externe et interne mises en évidence dans le chapitre I^{er}.

Courbes représentatives de l'énergie assimilatrice des feuilles de *Pisum sativum* assimilant aux différentes intensités lumineuses sous lesquelles elles se sont développées (1).

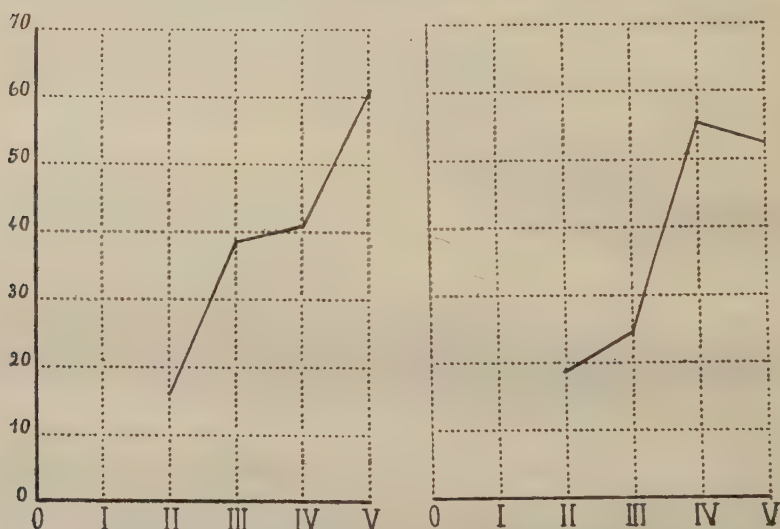


Fig. 34. — Stade 2 feuilles développées. Fig. 35. — Stade 4 feuilles développées.

Les conclusions partielles mises en évidence par ces courbes peuvent être résumées de la façon suivante :

a) Au premier stade, il y a augmentation constante de l'énergie assimilatrice avec l'intensité lumineuse.

b) Aux stades suivants, les feuilles se divisent en deux groupes :

D'une part, les feuilles développées aux éclairéments II et III;

(1) Les résultats qui ont servi à établir chacune de ces courbes sont bien comparables entre eux, car ils proviennent d'expériences effectuées le même jour et dans le même temps ; mais on ne peut comparer d'une manière absolue différentes courbes entre elles. Les valeurs relatives des différentes intensités lumineuses sont bien les mêmes pour toutes les courbes, mais la valeur absolue d'un même éclairément diffère dans les diverses courbes, étant donné que les expériences ont été effectuées à des saisons et des jours différents.

D'autre part, celles développées aux éclairéments IV et V.

Dans ce second groupe la feuille développée à l'éclairement IV, grâce à son contenu chlorophyllien et peut-être aussi grâce à

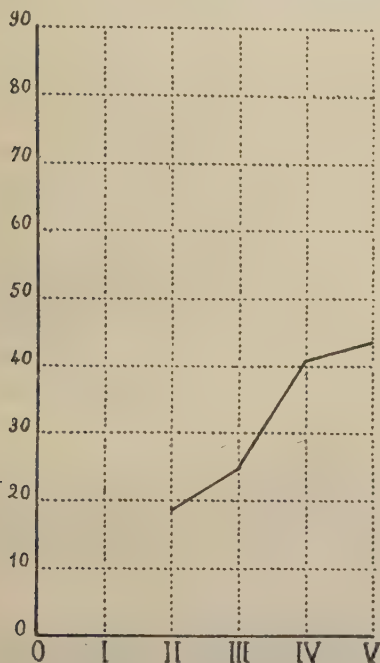


Fig. 36 — Floraison.

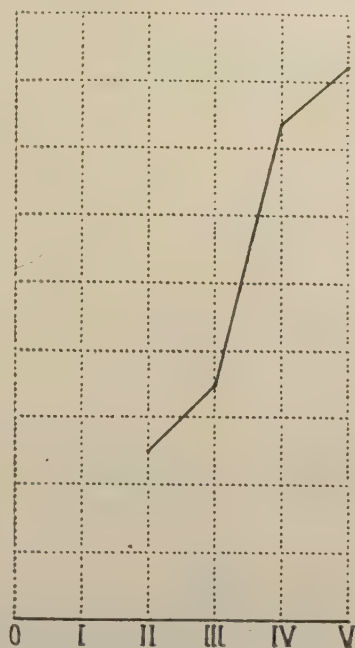


Fig. 37. — Fructification.

des modifications morphologiques, arrive à compenser, au point de vue des échanges gazeux chlorophylliens, son infériorité d'éclairement par rapport à la feuille développée à l'éclairement V. La feuille développée à l'éclairement IV est en effet mise à assimiler à l'intensité lumineuse IV, tandis que la feuille développée à l'éclairement V est mise à assimiler à l'intensité lumineuse V, plus forte que l'intensité lumineuse IV.

Dans le groupe constitué par les feuilles développées aux éclairéments II et III, le défaut d'intensité lumineuse lors de l'assimilation n'est pas suffisamment compensé par l'augmentation de la chlorophylle. Les énergies assimilatrices mesurées sont beaucoup plus faibles que celles des feuilles du groupe IV-V, et elles sont simplement proportionnelles aux valeurs des intensités lumineuses II et III auxquelles les feuilles se trouvent exposées.

Les intensités lumineuses II et III employées étant respectivement égales au tiers et à la moitié de l'intensité lumineuse V, les énergies assimilatrices des feuilles développées aux éclairagements II et III sont en effet à peu près égales respectivement au tiers et à la moitié des valeurs mesurées pour la feuille développée à l'éclairement V assimilant à l'intensité lumineuse V.

B. *Teucrium Scorodonia*.

PREMIER STADE : QUATRE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$$p = 5,4; \quad v = 10; \quad d = 4; \quad m = 7,98; \quad t = 18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	468,9
Volume après absorption par KOH.....	434,2
CO ²	34,7
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	7,40
CO ² gramme-heure.....	2,69

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$$p = 8,2; \quad v = 10; \quad d = 4; \quad m = 7,98; \quad t = 18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	480,9
Volume après absorption par KOH.....	452,2
CO ²	28,7
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	5,97
CO ² gramme-heure.....	6,13

3^o Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$$p = 9,4; \quad v = 10; \quad d = 4; \quad m = 7,98; \quad t = 18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	484,0
Volume après absorption par KOH.....	456,3
CO ²	27,7
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	5,72
CO ² gramme-heure.....	6,01

4^o Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$$p = 5; \quad v = 10; \quad d = 4; \quad m = 7,98; \quad t = 18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	479,1
Volume après absorption par KOH.....	447,5
CO ²	31,6
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	6,60
CO ² gramme-heure.....	6,90

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille développée à l'éclairement	Mise à assimiler à l'éclairement.		CO ₂ gramme-heure.
		II.	II	
	—	III.	III	2,69
	—	IV.	IV	6,13
	—	V.	V	6,01
				6,90

L'examen de ces premiers résultats montre que les valeurs des énergies assimilatrices aux éclairagements III, IV et V sont du même ordre de grandeur, tandis qu'en II à un éclairement très faible correspond une très faible énergie assimilatrice. La valeur de l'intensité lumineuse II est égale au tiers de celle de l'intensité lumineuse V ; or l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement II est supérieure au tiers de la valeur de l'énergie assimilatrice de la feuille qui s'est développée et a assimilé à l'intensité lumineuse V ; il paraît donc y avoir, pour la feuille développée à l'éclairement II, un commencement de compensation au défaut d'intensité lumineuse d'assimilation. Cette compensation est presque déjà réalisée dès ce premier stade pour les feuilles développées aux éclairagements III et IV.

DEUXIÈME STADE : SIX FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 27,6$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	478,7
Volume après absorption par KOH.....	433,1
CO ₂	45,6
CO ₂ p. 100 ou m'	9,53
CO ₂ gramme-heure.....	4,82

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 32$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	473,0
Volume après absorption par KOH.....	440,7
CO ₂	34,3
CO ₂ p. 100 ou m'	7,22
CO ₂ gramme-heure.....	7,00

3^o Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 34$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	477,7
Volume après absorption par KOH.....	433,8
CO ₂	44,9

CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	8,78
CO ² gramme-heure.....	6,12

4^o Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$$p = 28; \quad v = 10; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	482,5
Volume après absorption par KOH.....	438,3
CO ²	44,2
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	9,16
CO ² gramme-heure.....	6,07

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille développée à l'éclairement	Mise à assimiler à l'éclairement.		CO ² gramme-heure.
		II.	II	
	—	III.	III	4,82
	—	IV.	IV	7,00
	—	V.	V	6,12
	—			6,07

A ce second stade, comme au précédent, les valeurs des énergies assimilatrices pour les feuilles développées aux éclairagements III, IV et V sont du même ordre ; mais ici le maximum pour la valeur de l'énergie assimilatrice est atteint par la feuille développée à l'éclairement III assimilant à cette même intensité lumineuse III. La grande quantité de chlorophylle formée a pour effet de compenser et au delà la faiblesse de l'intensité lumineuse à laquelle a eu lieu l'assimilation.

La feuille développée à l'éclairement II se distingue toujours par une plus faible énergie assimilatrice ; mais il est intéressant de constater que la valeur relative de cette énergie assimilatrice est notablement plus élevée qu'au stade précédent.

Rappelons que la valeur de l'intensité lumineuse II est égale au tiers de celle de l'intensité lumineuse V ; or, tandis qu'au stade précédent l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement II était seulement un peu supérieure au tiers de la valeur de l'énergie assimilatrice de la feuille qui s'était développée à l'éclairement V, au stade 6 feuilles développées elle atteint presque les $\frac{5}{6}$ de cette dernière valeur.

TROISIÈME STADE : DOUZE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 387$; $v = 50$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	455,5
Volume après absorption par KOH.....	437,6
CO ²	17,9
CO ² p. 100 ou m'	3,93
CO ² gramme-heure.....	7,30

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 313$; $v = 40$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ},5$

Prise d'essai : volume initial.....	472,9
Volume après absorption par KOH.....	454,1
CO ²	18,8
CO ² p. 100 ou m'	3,98
CO ² gramme-heure.....	7,13

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 392$; $v = 40$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	459,3
Volume après absorption par KOH.....	445,6
CO ²	13,7
CO ² p. 100 ou m'	2,98
CO ² gramme-heure.....	7,22

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 130$; $v = 20$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ},5$.

Prise d'essai : volume initial.....	456,0
Volume après absorption par KOH.....	435,6
CO ²	20,4
CO ² p. 100 ou m'	4,47
CO ² gramme-heure.....	7,45

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille développée à l'éclairement	Mise à assimiler à l'éclairement.		CO ² gramme-heure.
		II.	II	
	—	III.	III	7,30
	—	IV.	IV	7,13
	—	V.	V	7,32
				7,45

A ce dernier stade nous voyons enfin que, pour les quatre éclairagements, on obtient des valeurs de l'énergie assimilatrice si voisines les unes des autres qu'on peut les dire semblables.

Si nous considérons des feuilles développées à l'éclairement II, nous voyons (chapitre I^{er}) que depuis le stade précédent la concentration en chlorophylle n'a pas augmenté, et cependant l'énergie assimilatrice de ces feuilles a atteint la valeur de

l'énergie assimilatrice des feuilles développées à l'éclairement V. C'est que d'autres facteurs sont intervenus pour favoriser l'assimilation, et il est permis de supposer que parmi les plus importants figurent les profondes modifications morphologiques qui se sont produites progressivement par la culture sous une faible intensité lumineuse et, en particulier, l'augmentation de la surface foliaire. Le rôle de ces facteurs a été suffisamment important pour compenser la diminution de lumière.

On peut noter, d'ailleurs, qu'à ce stade la feuille développée à l'éclairement II possède un poids frais très voisin (387 milligrammes) de celui des feuilles développées aux éclairéments III et IV (313 et 392 milligrammes), en rapport avec l'énergie assimilatrice dont elle se montre susceptible.

D'autre part, nous remarquerons que la valeur obtenue pour l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement V et assimilant à l'intensité lumineuse V semble la valeur limite vers laquelle tendent les énergies assimilatrices des feuilles développées et assimilant dans des conditions plus faibles d'intensité lumineuse; dès que cette valeur limite est atteinte, l'arrêt des diverses modifications morphologiques ou autres dans la feuille se produit. Il paraît logique d'admettre que la marche vers cette valeur limite constitue le fait déterminant de la structure de la feuille aux différentes intensités lumineuses; cette structure étant liée aux phénomènes de nutrition.

Courbes représentatives de l'énergie assimilatrice de feuilles de *Teucrium Scorodonia* assimilant aux différentes intensités lumineuses sous lesquelles elles se sont développées (1).

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

Les courbes ci-après rassemblent les résultats qui ont fait l'objet des conclusions émises après l'étude de chaque stade du développement, elles mettent en évidence les faits suivants :

1° Au début du développement, les énergies assimilatrices sont assez voisines pour les feuilles développées aux éclairéments III, IV et V; elles caractérisent un groupe de feuilles

(1) Voy. note p. 64.

nettement distinct de la feuille développée à l'éclairement II où l'énergie assimilatrice est à ce moment très faible, malgré une proportion de chlorophylle semblable à celle des feuilles des

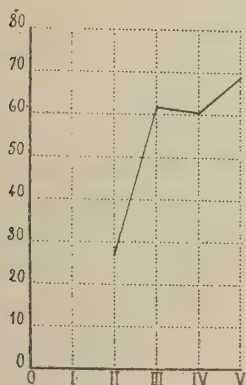


Fig. 38. — Stade 4 feuilles développées.

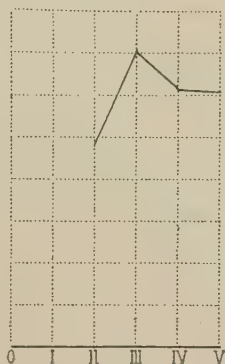


Fig. 39. — Stade 6 feuilles développées.

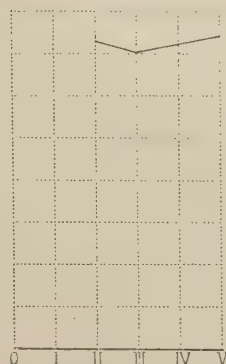


Fig. 40. — Stade 12 feuilles développées.

plantes cultivées aux éclaircissements III et IV; ces dernières feuilles acquièrent rapidement, en même temps qu'une forte proportion de chlorophylle, les structures qu'elles leur permettent de compenser les différences en moins dans les intensités lumineuses sous lesquelles se fait l'assimilation.

Pour ce qui est de la feuille développée à l'éclairement II, elle acquiert aussi très vite une forte proportion de chlorophylle, mais n'arrive à une énergie assimilatrice sensiblement égale à celle des autres feuilles qu'au troisième stade, après un séjour prolongé sous les tentes-abris. Les modifications que subit cette feuille dans sa structure, et qui doivent compenser la faible intensité lumineuse à laquelle elle est soumise pour l'assimilation, semblent demander un temps assez long pour être réalisées.

2° La courbe de la figure 40 (stade 12 feuilles développées), très voisine de la ligne droite, montre la grande faculté d'adaptation du *Teucrium Scorodonia*; cette faculté s'étend en effet jusqu'à une intensité lumineuse très fortement inférieure à celle qui lui est habituellement dispensée.

COMPARAISON DES RÉSULTATS OBTENUS POUR LE *Pisum sativum* ET
LE *Teucrium Scorodonia*.

Il faut rapprocher les trois courbes précédentes relatives au *Teucrium Scorodonia* des trois courbes qui ont été obtenues dans les mêmes conditions avec le *Pisum sativum*. Le rapprochement montre que les deux espèces étudiées se comportent de façon différente sous les mêmes intensités lumineuses, au point de vue que nous considérons ici : celui de l'énergie assimilatrice.

Chez le *Pisum sativum*, dès le stade quatre feuilles développées, les diverses feuilles se classent en deux groupements qu'elles conserveront — en accentuant les différences qui séparent ces deux groupements — pendant toute la durée de l'évolution de la plante.

Un groupe est formé par les feuilles développées aux éclairagements II et III; leurs énergies assimilatrices, qui ont été mesurées à ces mêmes intensités lumineuses II et III, y sont très faibles et en rapport avec ces faibles intensités.

L'autre groupe est formé par les feuilles développées aux éclairagements IV et V; les valeurs de l'énergie assimilatrice y sont élevées et voisines. La feuille développée à l'éclairement IV compense, par une production élevée de chlorophylle et par l'acquisition d'une structure particulière, la différence en moins que présente l'intensité lumineuse IV, cette intensité lumineuse IV ne correspondant qu'aux trois quarts de l'intensité lumineuse V.

Ceci nous montre que chez le *Pisum sativum* la faculté d'adaptation à une diminution d'intensité lumineuse est limitée à une diminution égale au quart de la lumière solaire reçue dans les conditions ordinaires de culture.

Chez le *Teucrium Scorodonia*, dès le début du développement, le groupe des feuilles à forte énergie assimilatrice comprend, avec les feuilles développées aux éclairagements V et IV, la feuille développée à l'éclairement III. De plus, quand la plante est à l'état adulte la feuille développée à l'éclairement II elle-même présente une énergie assimilatrice voisine de celle des précédentes feuilles.

La limite d'adaptation du *Teucrium Scorodonia* s'étend donc à une diminution d'intensité lumineuse égale aux deux tiers de la lumière solaire directe.

En résumé, la comparaison que nous venons d'effectuer des valeurs de l'énergie assimilatrice pour les différentes feuilles de *Pisum sativum* et de *Teucrium Scorodonia* aux intensités lumineuses sous lesquelles ces feuilles se sont développées met très nettement en évidence les propriétés sciaphiles du *Teucrium Scorodonia* et les propriétés contraires sciaphobes du *Pisum sativum* et fixe d'une façon précise les capacités d'adaptation de ces deux espèces à une diminution d'intensité lumineuse.

CHAPITRE IV

ÉNERGIE ASSIMILATRICE A LA LUMIÈRE SOLAIRE DIRECTE DE FEUILLES DÉVELOPPÉES A DES INTENSITÉS LUMINEUSES DIFFÉRENTES.

Nous avons étudié dans le chapitre précédent l'énergie assimilatrice des feuilles développées sous divers éclairagements en faisant assimiler chacune d'elles à l'éclairagement sous lequel elle s'est développée. Nous avons ainsi obtenu des valeurs de l'énergie assimilatrice qui nous ont rendu compte de la façon dont s'effectuait l'acte chlorophyllien pour les deux espèces étudiées; nous en avons déduit l'adaptation plus ou moins grande de la feuille et par suite de chacune des plantes en expérience aux diverses intensités lumineuses qui leur étaient imposées.

Nous allons, dans ce nouveau chapitre, mesurer l'énergie assimilatrice de feuilles développées sous les mêmes divers éclairagements, en obligeant ces différentes feuilles à assimiler à un même éclairagement qui sera la lumière solaire directe. Dans ces conditions nouvelles, les feuilles, sauf celles développées à l'éclairement V, seront transportées dans un milieu différent, d'une intensité lumineuse *plus forte* que celle du milieu dans lequel elles se sont formées.

Dans les expériences exposées dans le chapitre précédent,

nous avons comparé à des intensités lumineuses différentes l'énergie assimilatrice de feuilles différentes par leur structure et leur contenu chlorophyllien. Nous avons donc fait varier deux ordres de facteurs qui interviennent d'une manière dominante dans la valeur de l'énergie assimilatrice : d'un côté la structure et la concentration chlorophyllienne, de l'autre, les intensités lumineuses.

Dans les expériences que nous allons relater, nous faisons varier seulement le facteur structure-concentration chlorophyllienne ; le facteur intensité lumineuse reste constant. Nous comparons en effet, à une même intensité lumineuse (lumière solaire directe), l'énergie assimilatrice de feuilles qui sont différentes par leur structure et leur concentration chlorophyllienne en raison de leur développement à des intensités lumineuses différentes. Des mesures de l'énergie assimilatrice ainsi obtenues à une même intensité lumineuse, nous pourrions déduire l'action des diverses structures et des diverses concentrations de la chlorophylle dans le phénomène de l'assimilation à l'intensité lumineuse donnée.

Les expériences ont porté comme précédemment sur le *Pisum sativum* et le *Teucrium Scorodonia* à différents stades de leur développement. Voici les résultats obtenus :

A. — *Pisum sativum*.

PREMIER STADE. — DEUX FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 56,4; \quad v = 10, \quad d = 1, \quad m = 10,86, \quad t = 18^{\circ}5.$	
Prise d'essai : volume initial.....	489,2
Volume après absorption par KOH.....	446,4
	42,8
CO ² p. 100 ou m'.....	8,75
CO ² gramme-heure.....	3,74

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 63,4; \quad v = 10; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ}5$	
Prise d'essai : volume initial.....	493,3
Volume après absorption par KOH.....	453,9
	39,4

CO ² p. 100 ou m'.....	7,99
CO ² gramme-heure.....	4,53

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 75$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ} 5$.

Prise d'essai : volume initial.....	486,9
Volume après absorption par KOH.....	453,2
	33,7
CO ² p. 100 ou m'.....	6,92
CO ² gramme-heure.....	5,25

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 81,6$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ} 5$.

Prise d'essai : volume initial.....	488,2
Volume après absorption par KOH.....	459,4
	28,8
CO ² p. 100 ou m'.....	5,90
CO ² gramme-heure.....	6,08

		Valeur de CO ² gramme-heure à la lumière solaire directe.
RÉSUMÉ	Feuille de plante cultivée à l'éclairement II.	3,74
DES	—	III. 4,53
RÉSULTATS :	—	IV. 5,25
	—	V. 6,08

Nous voyons d'après cette série de chiffres que l'assimilation au soleil est d'autant plus faible qu'elle se rapporte à des feuilles qui se sont développées à un plus faible éclairement. Rappelons que l'influence des intensités lumineuses de développement ne doit pas être bien considérable, car les plantes ont été mises sous les diverses tentes dès que leur germination a été effectuée; les feuilles se sont développées principalement aux dépens des réserves de la graine, et la durée de la culture de la plante sous tente n'a été que d'un petit nombre de jours.

Malgré cela, on voit que les diverses conditions d'éclairement des cultures ont cependant une assez grosse importance; les chiffres ci-dessus montrent en effet que la feuille provenant de plante développée au plein soleil a assimilé, dans les mêmes conditions d'éclairement, 1,6 fois plus que celle provenant de plante développée à l'éclairement le plus faible dont nous disposions.

Il est important de remarquer que le taux de la chlorophylle, au stade étudié, est identique pour tous les éclairagements, et que, de plus, aucune des modifications morphologiques qu'entraînent les diversités de lumière ne s'est encore produite.

DEUXIÈME STADE. — QUATRE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairément II.

$$p = 82; \quad v = 15; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ}5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	488,4
Volume après absorption par KOH.....	438,7
	49,7
CO ² p. 100 ou m'.....	10,17
CO ² gramme-heure.....	1,26

2^o Feuille de plante développée à l'éclairément III.

$$p = 134,6; \quad v = 15; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ}5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	462,9
Volume après absorption par KOH.....	418,5
	44,4
CO ² p. 100 ou m'.....	9,56
CO ² gramme-heure.....	1,45

3^o Feuille de plante développée à l'éclairément IV.

$$p = 173; \quad v = 15; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ}5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	486,2
Volume après absorption par KOH.....	454,1
	32,1
CO ² p. 100 ou m'.....	6,60
CO ² gramme-heure.....	3,69

4^o Feuille de plante développée à l'éclairément V (lumière solaire directe).

$$p = 159; \quad v = 15; \quad d = 1; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ}5.$$

Prise d'essai : volume initial.....	477,4
Volume après absorption par KOH.....	452,0
	25,4
CO ² p. 100 ou m'.....	5,32
CO ² gramme-heure.....	5,23

			Valeur de CO ² gramme-heure à la lumière solaire directe.
RÉSUMÉ	{	Feuille de plante cultivée à l'éclairément II.	1,26
DES		—	III. 1,45
RÉSULTATS :		—	IV. 3,69
		—	V. 5,23
		—	

L'examen des résultats obtenus au deuxième stade conduit aux mêmes conclusions que celles qui résultent de l'étude du stade précédent; l'énergie assimilatrice varie dans le même sens que l'intensité lumineuse à laquelle se sont développées les feuilles; mais les différences sont plus accusées. Par exemple, entre les énergies assimilatrices des feuilles développées aux intensités extrêmes le rapport est de $\frac{5,23}{1,26} = 4,1$ au lieu de 1,6 obtenu précédemment. Ce résultat semble naturel, puisque les différences dans les éclairagements ont exercé leur action pendant plus longtemps sur le développement des plantes.

TROISIÈME STADE. — FLORAISON.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 150$; $v = 40$; $d = 2$; $m = 11,69$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial.....	395,9
Volume après absorption par KOH.....	353,1
	42,8
CO ² p. 100 ou m'	10,81
CO ² gramme-heure.....	1,17

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 166$; $v = 40$; $d = 2$; $m = 11,69$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial.....	408,4
Volume après absorption par KOH.....	383,2
	25,2
CO ² p. 100 ou m'	6,17
CO ² gramme-heure.....	6,65

3^o Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 242$; $v = 40$; $d = 2$; $m = 11,69$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial.....	407,0
Volume après absorption par KOH.....	385,8
	21,2
CO ² p. 100 ou m'	5,20
CO ² gramme-heure.....	5,36

4^o Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$$p = 227; \quad v = 40; \quad d = 2; \quad m = 11,69; \quad t = 18^{\circ},5.$$

Prise d'essai : volume initial.....		406,0
Volume après absorption par KOH.....		379,8
		26,2
CO ² p. 100 ou m'.....		6,45
CO ² gramme-heure.....		4,62
		Valeur de CO ² gramme-heure à la lumière solaire directe.
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille de plante cultivée à l'éclairement II.	1,17
	— — — — — III.	6,65
	— — — — — IV.	5,36
	— — — — — V.	4,62

L'ensemble de ces résultats est très différent des précédents. Ce sont les feuilles développées à l'éclairement III, c'est-à-dire à un éclairement déjà assez atténué, qui présentent la plus grande énergie assimilatrice. A quoi attribuer ce résultat ?

Nous pensons que c'est à la grande quantité de chlorophylle développée dans ces feuilles ; rappelons que dans un chapitre antérieur nous avons démontré que si, à l'éclairement III, la concentration de la chlorophylle est représentée par 32, elle est représentée par 28 et 29 aux autres éclaircissements. Ces nombres pourraient paraître peu différents ; mais en fait, les solutions alcooliques comparables présentent nettement à l'œil une coloration plus foncée quand elles proviennent de plantes développées à l'éclairement III au lieu des éclaircissements II, IV ou V.

Ajoutons que la feuille développée en III étant moins épaisse que celle développée en V, sa chlorophylle est relativement plus étalée en surface ; donc elle utilise vraisemblablement mieux la lumière solaire que la feuille développée en V dont les couches profondes de chlorophylle reçoivent moins de lumière efficace que les couches superficielles frappées les premières par le soleil.

D'autre part, les divers tissus de la feuille III sont, à ce stade, suffisamment développés pour que cette feuille ne souffre pas de l'exposition à la lumière directe comme cela pouvait se produire pour les feuilles plus délicates du stade précédent.

Pour ce qui est de la feuille développée à l'éclairement II, la plante commençait à s'étioler, la quantité de chlorophylle

diminuait et il n'y a pas lieu de s'étonner de la faible valeur trouvée pour l'énergie assimilatrice.

Les chiffres obtenus pour les éclairagements V et IV sont trop voisins pour qu'on en puisse tirer une conclusion; ils correspondent cependant à des valeurs parallèles des quantités de chlorophylle.

QUATRIÈME STADE. — FRUCTIFICATION.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 32$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 19^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	445,7
Volume après absorption par KOH.....	404,3
CO ² p. 100 ou m'	41,4
CO ² gramme-heure.....	9,31
	2,98

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 100$; $v = 20$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 19^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	463,8
Volume après absorption par KOH.....	424,6
CO ² p. 100 ou m'	39,2
CO ² gramme-heure.....	8,45
	4,82

3^o Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 176$; $v = 20$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 19^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	460,9
Volume après absorption par KOH.....	441,0
CO ² p. 100 ou m'	19,9
CO ² gramme-heure.....	4,32
	7,43

4^o Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe.

$p = 145$; $v = 20$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 19^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	445,1
Volume après absorption par KOH.....	423,0
CO ² p. 100 ou m'	22,1
CO ² gramme-heure.....	4,97
	8,12

		Valeur de CO ² gramme-heure à la lumière solaire directe.	
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille de plante développée à l'éclairement II.	II.	2,98
	—	III.	4,82
	—	IV.	7,43
	—	V.	8,12

Nous retrouvons ici, pour d'autres raisons, l'énergie assimilatrice à la lumière solaire directe décroissant régulièrement si l'on considère des intensités lumineuses sous lesquelles les plantes se sont développées de plus en plus faibles.

Les valeurs de CO² gramme-heure chez des plantes développées aux éclairagements V et IV sont assez voisines l'une de l'autre. Au contraire, la courbe des énergies assimilatrices, considérée dans le sens des intensités lumineuses décroissantes, subit une chute brusque en passant des plantes de l'éclairement IV à celles de l'éclairement III.

Rappelons qu'entre ces deux éclairagements, c'est — en l'interprétant dans le même sens — une ascension de cette courbe que nous avons constatée au stade précédent.

La notion de la variation des optima lumineux au cours du développement reçoit ici une nouvelle confirmation. Au stade représenté par la floraison, les plantes qui sont parvenues à ce stade reçoivent à l'intensité lumineuse III, l'éclairement nécessaire à leur développement optimum ; dans la suite de l'évolution, l'optimum lumineux pour ces plantes varie ; il est représenté par des intensités lumineuses plus fortes que celles de l'éclairement III. Les plantes qui vivent en III se trouvent par conséquent, à ce moment, soumises à une lumière trop faible ; elles présentent un développement général beaucoup moindre qu'aux éclairagements IV ou V, d'où il résulte une faculté d'assimilation assez fortement atténuée.

Ce moindre développement de la plante se présentait déjà au stade précédent pour la feuille développée à l'éclairement II ; il retentissait aussi sur la faculté d'assimilation que nous avons vu déjà très atténuée.

Courbes représentatives de l'énergie assimilatrice, à la lumière solaire directe, du *Pisum sativum* développé à divers éclaircements (1).

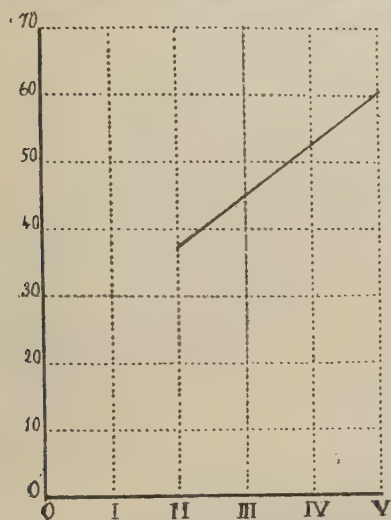


Fig. 41. — Stade 2 feuilles développées.

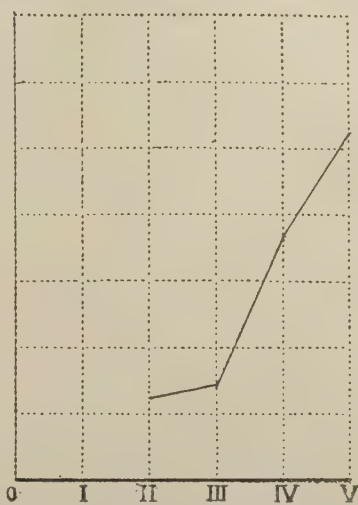


Fig. 42. — Stade 4 feuilles développées.



Fig. 43. — Floraison.

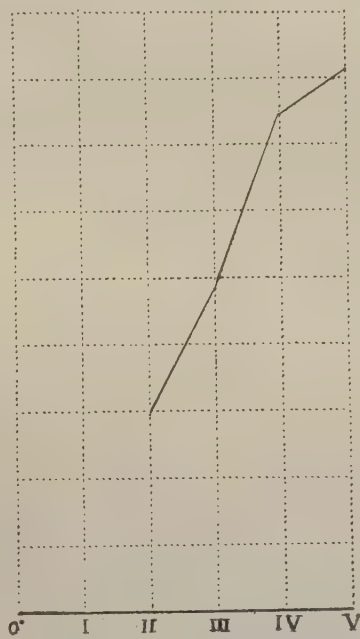


Fig. 44. — Fructification.

(1) Voy. note p. 64.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

Si nous considérons les feuilles développées aux éclairagements V et IV, nous voyons que les diverses valeurs de leur énergie assimilatrice sont le plus souvent voisines ; la différence est très marquée seulement au stade « quatre feuilles développées ». A ce stade, la feuille développée à l'éclairement IV, comme celles des éclairagements III et II, présente à la lumière solaire directe une énergie assimilatrice relativement faible, très probablement en rapport avec le faible développement des tissus protecteurs. Aux stades suivants les valeurs de l'énergie assimilatrice des feuilles développées en V et en IV se rapprochent l'une de l'autre, les différences qui existent entre elles sont au plus de l'ordre des différences d'intensité des éclairagements V et IV.

Pour la feuille développée à l'éclairement III, il y a de fortes variations relatives de l'énergie assimilatrice suivant le stade qu'on considère, et nous constatons ce fait qu'à un moment donné de l'existence de la plante cette énergie assimilatrice est supérieure à celle des feuilles développées aux éclairagements V et IV. Ce phénomène se produit au début de la floraison, alors que la plante, très voisine encore, à l'éclairement III, de son optimum lumineux, peut suivre le cours normal de son développement, et que, d'autre part, les tissus protecteurs de la feuille sont complètement développés. De plus, on sait qu'une lumière assez atténuée est la plus favorable au développement de la chlorophylle. Les recherches que nous avons exposées plus haut montrent précisément que l'éclairement III est vraisemblablement voisin de l'intensité lumineuse optima pour la formation de ce pigment. Au stade considéré, l'existence, dans les tissus, de cette quantité de chlorophylle a pour conséquence une très forte énergie assimilatrice à la lumière solaire directe (intensité lumineuse V), cette énergie étant plus forte que celle de la feuille qui s'est développée en V. Plus tard, comme l'a montré R. Combes, la plante a besoin d'une plus grande quantité de lumière pour acquérir son développement maximum ; aussi ne doit-on pas être étonné que l'énergie assimilatrice

redevienne plus faible à l'éclairement III qu'aux éclairements V et IV.

Enfin, l'éclairement II est trop faible pour que la plante fleurisse et fructifie dans de bonnes conditions; la feuille cultivée à l'éclairement II présente toujours, à l'intensité lumineuse V, une énergie assimilatrice très faible malgré sa teneur assez forte en chlorophylle.

Conclusions. — En résumé, de cette étude des variations de l'énergie assimilatrice chez le *Pisum sativum* on peut déduire :

1° Les feuilles développées aux luminosités V et IV présentent à la lumière solaire directe des énergies assimilatrices assez voisines.

2° Une feuille de *Pisum sativum* appartenant à une plante cultivée à une faible luminosité (éclairement III) peut présenter à la lumière solaire directe, pour un certain stade du développement de la plante, une énergie assimilatrice plus grande que celle d'une feuille développée à une plus forte luminosité (éclairement V).

3° Une feuille de *Pisum sativum* appartenant à une plante développée à un éclairement *très atténué* (éclairement II) possède une énergie assimilatrice — à la lumière solaire directe — *toujours plus faible* que celle de feuilles développées à de plus forts éclairements.

B. — *Teucrium Scorodonia*.

PREMIER STADE. — QUATRE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 3,2$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7,98$; $t = 18^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	481,4
Volume après absorption par KOH.....	447,2
CO ₂	34,2
CO ₂ p. 100 ou m'	7,10
CO ₂ gramme-heure.....	4,23

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 7,8$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7,98$; $t = 18^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	475,1
Volume après absorption par KOH.....	447,9
CO ₂	27,2

CO ² p. 100 au m'.....	5,73
CO ² gramme-heure.....	7,21

3^o Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$$p = 8; \quad v = 10; \quad d = 4; \quad m = 7,98; \quad t = 18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	484,9
Volume après absorption par KOH.....	435,5
CO ²	29,4
CO ² p. 100 ou m'.....	6,06
CO ² gramme-heure.....	6,00

4^o Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$$p = 3; \quad v = 10; \quad d = 4; \quad m = 7,98; \quad t = 18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	479,1
Volume après absorption par KOH.....	447,5
CO ²	31,6
CO ² p. 100 ou m'.....	6,60
CO ² gramme-heure.....	6,90

Valeur de CO²
gramme-heure
à la lumière
solaire directe.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	{	Feuille de plante cultivée à l'éclairement II.	4,23
		— — — — — III.	7,21
		— — — — — IV.	6,06
		— — — — — V.	6,90

On voit par ce résumé que pour les feuilles cultivées aux trois éclairéments III, IV et V, les valeurs de l'énergie assimilatrice sont relativement peu différentes; seule, la feuille de la plante cultivée à l'éclairement II présente une énergie assimilatrice notablement plus faible.

Il faut noter que les quantités de chlorophylle ont été trouvées identiques aux éclairéments II, III et IV. En V seulement la quantité de chlorophylle était différente et plus faible.

DEUXIÈME STADE. — SIX FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$$p = 24,4; \quad v = 10; \quad d = 30^m; \quad m = 10,86; \quad t = 18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	477,2
Volume après absorption par KOH.....	428,0
CO ²	49,2

CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	10,31
CO ² gramme-heure	4,51

2^o Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 50$; $v = 10$; $d = 30^m$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial	478,8
Volume après absorption par KOH	436,4
CO ²	42,4
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	8,86
CO ² gramme-heure	8,00

3^o Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 45$; $v = 10$; $d = 30^m$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial	498,2
Volume après absorption par KOH	450,9
CO ²	47,3
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	9,49
CO ² gramme-heure	6,09

4^o Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 28$; $v = 10$; $d = 30^m$; $m = 10,86$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial	482,5
Volume après absorption par KOH	434,2
CO ²	48,3
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	10,01
CO ² gramme-heure	6,07

Valeur de CO²
gramme-heure
à la lumière
solaire directe.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	{	Feuille de plante développée à l'éclairement II.	4,51
		—	III. 8,00
		—	IV. 6,09
		—	V. 6,07
		—	

L'examen de ces résultats montre que les feuilles des plantes cultivées aux éclairagements IV et V ont des valeurs de l'énergie assimilatrice très voisines. La feuille développée à l'éclairement III, avec son énergie assimilatrice maxima, se différencie nettement des feuilles développées aux éclairagements IV et V.

La feuille de la plante cultivée à l'éclairement II présente, malgré la forte proportion de chlorophylle qu'elle renferme, une énergie assimilatrice relativement faible, égale à la moitié environ de celle de la feuille développée à l'éclairement III.

Les quantités de chlorophylle ont été trouvées identiques

pour les feuilles des plantes cultivées aux éclairéments II, III et IV, et plus faibles pour celles des plantes développées en V.

Il y a pour les feuilles II, III et IV, des différences très appréciables dans le travail effectué par des mêmes quantités de chlorophylle.

TROISIÈME STADÉ. — DOUZE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1^o Feuille de plante développée à l'éclairément II.

$p = 275$; $v = 40$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial.....	450,2
Volume après absorption par KOH.....	430,2
CO ²	20,0
CO ² p. 100 ou m'	4,44
CO ² gramme-heure.....	7,11

2^o Feuille de plante développée à l'éclairément III.

$p = 430$; $v = 50$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial.....	453,1
Volume après absorption par KOH.....	442,2
CO ²	10,9
CO ² p. 100 ou m'	2,40
CO ² gramme-heure.....	9,24

3^o Feuille de plante développée à l'éclairément IV.

$p = 430$; $v = 50$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial.....	466,4
Valeur après absorption par KOH.....	456,1
CO ²	10,3
CO ² p. 100 ou m'	2,21
CO ² gramme-heure.....	9,58

4^o Feuille de plante développée à l'éclairément V (lumière solaire directe).

$p = 130$; $v = 20$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ},5$.	
Prise d'essai : volume initial.....	456,0
Volume après absorption par KOH.....	435,6
CO ²	20,4
CO ² p. 100 ou m'	4,47
CO ² gramme-heure.....	7,45

Valeur de CO²
gramme-heure
à la lumière
solaire directe.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	{	Feuille de plante développée à l'éclairément II.	7,11
		— — — — — III.	9,24
		— — — — — IV.	9,58
		— — — — — V.	7,45

L'énergie assimilatrice à la lumière solaire directe des feuilles de plantes développées à l'éclairement IV a subi un accroissement très notable entre le stade six feuilles développées et le stade douze feuilles développées. Cet accroissement modifie l'allure de la courbe de l'énergie assimilatrice ; nous constatons ici pour le *Teucrium Scorodonia*, comme pour le *Pisum sativum*, une variation de l'optimum lumineux pour l'énergie assimilatrice dans le sens des éclaircissements forts à mesure que la plante devient plus âgée.

Les résultats ci-dessus montrent de plus que des feuilles appartenant à des plantes développées à une lumière atténuée (III et IV) peuvent avoir, à la lumière solaire directe, une énergie assimilatrice plus intense que celle de feuilles appartenant à des plantes développées à un éclaircissement fort (éclairage V).

A noter, pour la feuille développée à l'éclairement II, une énergie assimilatrice assez intense et très voisine de celle de la feuille développée à l'éclairement V, ce que nous ne trouvons pas au stade précédent.

Courbes représentatives de l'énergie assimilatrice, à la lumière solaire directe, du *Teucrium Scorodonia* développé à divers éclaircissements (1).

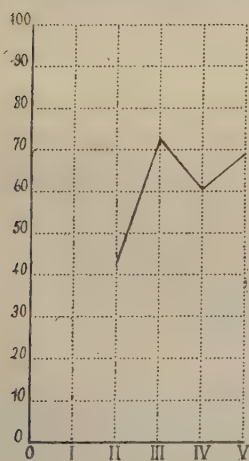


Fig. 45. — Stade 4 feuilles développées.

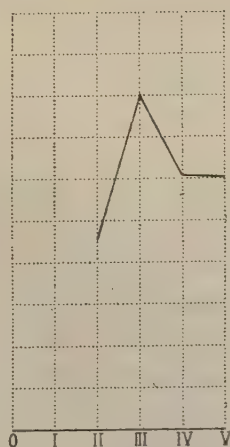


Fig. 46. — Stade 6 feuilles développées.

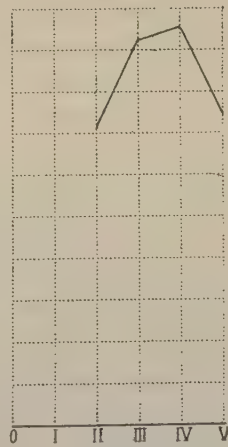


Fig. 47. — Stade 12 feuilles développées.

(1) Voir note page 64.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

Le fait constant qui se dégage de l'examen de ces courbes et le seul que nous retiendrons ici est la valeur plus grande de l'énergie assimilatrice chez la feuille appartenant à la plante cultivée à l'éclairement III que chez une feuille semblable appartenant à une plante cultivée à l'éclairement V ; la différence paraît d'autant plus accentuée que le séjour à des éclairagements différents se prolonge ; cette énergie assimilatrice plus grande correspond à une plus grande proportion de chlorophylle et aussi à une morphologie spéciale de la feuille.

On peut donc conclure que : *une feuille appartenant à une plante cultivée à une luminosité faible (lumière solaire atténuée) peut montrer, à la lumière solaire directe une énergie assimilatrice plus intense que celle d'une feuille appartenant à une même plante cultivée à une luminosité plus forte (lumière solaire directe).*

Comparaison des résultats obtenus pour le *Pisum sativum* et le *Teucrium Scorodonia*.

Si on rapproche les courbes représentatives des variations de l'énergie assimilatrice du *Pisum sativum* et du *Teucrium Scorodonia* à la lumière solaire directe, et qu'on compare les résultats obtenus dans la mesure de cette énergie, on voit que :

1^o Pour les deux espèces étudiées, ce n'est pas toujours la feuille de la plante cultivée à l'éclairement le plus intense qui, placée ensuite pour l'expérience à la lumière solaire directe, manifeste la plus forte énergie assimilatrice.

On constate pour les deux espèces que la feuille développée à une lumière atténuée peut présenter une plus forte assimilation, ce qui tient, au moins en majeure partie, à son contenu chlorophyllien plus abondant.

Mais ce fait ne se manifeste chez le *Pisum sativum* qu'à l'époque de la floraison, tandis que chez le *Teucrium Scorodonia* cela a lieu dès le premier stade étudié (4 feuilles développées) et se maintient pendant tout le développement.

2^o Pour le *Pisum sativum* l'énergie assimilatrice à la

lumière solaire directe ne reste élevée que pour les feuilles développées à une intensité lumineuse assez peu inférieure à la lumière solaire directe (éclairage IV).

Pour le *Teucrium Scorodonia* cette limite est d'abord reculée à l'éclairage III et plus tard jusqu'à l'éclairage II.

3^o Nous avons vu, pour le *Pisum sativum*, que les modifications susceptibles de se produire dans la forme des feuilles sous l'influence des différences d'éclairage sont renfermées dans des limites très étroites et que le taux de la chlorophylle varie relativement peu sous les divers éclairages. Pour le *Teucrium Scorodonia* les modifications morphologiques des feuilles, l'aspect extérieur et la variation du taux de la chlorophylle évoluent entre des limites plus larges. Cette plante apparaît donc comme nous l'avons déjà vu (chap. III) mieux en mesure de s'adapter à de faibles luminosités.

La détermination de l'énergie assimilatrice à la lumière solaire directe conduit donc aussi, mais d'une façon cependant moins précise que les mesures effectuées au chapitre III et comme d'autres considérations anatomiques ou physiologiques, à distinguer les plantes susceptibles de vivre à l'ombre (sciaphiles) comme le *Teucrium Scorodonia* et celles qui recherchent une assez vive lumière (sciaphobes) comme le *Pisum sativum*.

4^o Enfin la plante qui nous a fourni la valeur la plus grande pour l'énergie assimilatrice est le *Teucrium Scorodonia*. Le maximum pour le *Pisum sativum* de CO² gramme-heure assimilé a été de 8,12 (éclairage V, stade floraison). Pour le *Teucrium Scorodonia* il a été de 9,58 et 9,24 (éclairages IV et III, stade 12 feuilles développées).

Ces maxima correspondent à une plus grande proportion de chlorophylle chez le *Teucrium Scorodonia* que chez le *Pisum sativum*.

CHAPITRE V

EXPÉRIENCES COMPLÉMENTAIRES.

Dans les expériences du chapitre III nous avons mesuré

l'énergie assimilatrice des feuilles développées aux divers éclairéments en les faisant assimiler respectivement à l'intensité lumineuse sous laquelle chaque feuille avait accompli son évolution.

Dans ces expériences l'intensité lumineuse sous laquelle les feuilles ont été portées pour étudier leur énergie assimilatrice était donc *toujours égale* à l'intensité lumineuse de développement.

Nous avons étudié dans le chapitre IV l'assimilation, à la lumière solaire directe, de feuilles développées soit à cette intensité lumineuse elle-même, soit à un éclairément plus faible, égal aux trois quarts, à la moitié ou au tiers de cet éclairément solaire direct.

Dans ces expériences, l'intensité lumineuse sous laquelle les feuilles ont été portées pour étudier leur énergie assimilatrice était donc, dans un cas, *égale* à celle sous laquelle ces feuilles s'étaient constituées, dans tous les autres cas *plus forte* que l'intensité lumineuse de développement et jamais plus faible.

Dans les expériences dont l'exposé constituera le premier paragraphe du chapitre V nous avons mesuré l'énergie assimilatrice des feuilles développées aux divers éclairéments en les faisant assimiler à une intensité lumineuse *plus faible* que celle sous laquelle chaque feuille avait accompli son évolution.

Nous allons comparer par exemple, au point de vue de l'énergie assimilatrice, la feuille développée à l'éclairément V avec la feuille développée à l'éclairément III; toutes deux assimilant à l'intensité lumineuse III.

Dans un second paragraphe, nous envisageons le cas un peu spécial de la feuille développée à une lumière très atténuée (éclairage I) assimilant aux deux intensités lumineuses extrêmes I et V.

Enfin, dans le paragraphe III, nous rapprocherons les chiffres obtenus dans les expériences du paragraphe II de ceux donnés par la feuille développée à l'éclairément V lorsque nous l'avons fait assimiler aux mêmes intensités I et V.

L'étude actuelle n'a pas porté sur la plante aux différents stades du développement, mais exclusivement sur des individus arrivés à l'état adulte; les feuilles de *Teucrium Scorodonia*, plus

robustes et à durée de végétation plus longue que celles du *Pisum sativum*, nous ont seules servi dans cette série d'expériences.

Voici les résultats obtenus :

I. — ÉNERGIE ASSIMILATRICE COMPARÉE A UN FAIBLE ÉCLAIREMENT DE FEUILLES DÉVELOPPÉES A UNE FORTE ET A UNE FAIBLE INTENSITÉ LUMINEUSE.

1^o *Énergie assimilatrice comparée à l'éclairement I des feuilles développées aux éclairements I et V.*

a. Feuille de plante développée à l'éclairement I.

$p = 6,4$; $v = 5$; $d = 2$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	455,1
Volume après absorption par KOH.....	422,7
CO ²	32,4
CO ² p. 100 ou m'	7,12
CO ² gramme-heure.....	2,27

b. Feuille de plante développée à l'éclairement V.

$p = 129$; $v = 40$; $d = 2$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	460,9
Volume après absorption par KOH.....	428,5
CO ²	32,4
CO ² p. 100 ou m'	7,03
CO ² gramme-heure.....	1,04

2^o *Énergie assimilatrice comparée à l'éclairement II des feuilles développées aux éclairements II et V.*

a. Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 276$; $v = 40$; $d = 1$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	457,0
Volume après absorption par KOH.....	429,6
CO ²	27,4
CO ² p. 100 ou m'	5,99
CO ² gramme-heure.....	2,48

b. Feuille de plante développée à l'éclairement V.

$p = 113$; $v = 40$; $d = 1$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ}$.	
Prise d'essai : volume initial.....	461,9
Volume après absorption par KOH.....	430,1
CO ²	31,8

CO ² p. 100 ou m'.....	6,88
CO ² gramme-heure.....	0,73

3° *Énergie assimilatrice comparée à l'éclairement III des feuilles développées aux éclairements III et V.*

a. Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 313$; $v = 40$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ}$.

Prise d'essai : volume initial.....	472,9
Volume après absorption par KOH.....	454,1
CO ²	18,8
CO ² p. 100 ou m'.....	3,98
CO ² gramme-heure.....	7,13

b. Feuille de plante développée à l'éclairement V.

$p = 109$; $v = 10$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^{\circ}$.

Prise d'essai : volume initial.....	455,9
Volume après absorption par KOH.....	440,4
CO ²	15,5
CO ² p. 100 ou m'.....	3,39
CO ² gramme-heure.....	5,92

		Mise à assimiler à l'éclairement.	CO ² gramme-heure.
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille de plante développée à l'éclairement I.	I. } I	2,27
	—	V. } I	1,04
	—	II. } II	2,48
	—	V. } II	0,73
	—	III. } III	7,13
	—	V. } III	5,92

La comparaison deux à deux des résultats ci-dessus nous montre qu'à une lumière assez fortement atténuée la feuille développée à cette même lumière atténuée assimile plus qu'une feuille développée à une forte intensité lumineuse et transportée à cette lumière atténuée.

A quoi peut-on attribuer ces résultats?

Nous avons vu, dans le chapitre I^{er}, que la concentration de la chlorophylle peut être représentée par le nombre 30 pour la feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement V et par le nombre 48 pour les feuilles développées aux éclairements II et III.

Si nous admettons avec Lubimenko (1) que la concentration

(1) LUBIMENKO, Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes

du pigment chlorophyllien conduit à une sensibilité plus grande de la fonction assimilatrice, c'est-à-dire permet une utilisation plus parfaite de faibles quantités de lumière, l'augmentation du contenu chlorophyllien aux éclairéments II et III rend évidemment compte — au moins en grande partie — de la différence des énergies assimilatrices constatées ci-dessus; mais il faut aussi faire entrer en ligne les différences anatomiques, en particulier la différence de structure des assises chlorophylliennes chez les diverses feuilles.

En résumé, les phénomènes que nous venons de constater nous font voir qu'il y a, lorsque la feuille se développe à de faibles intensités lumineuses, adaptation de cette feuille à ces faibles intensités.

La feuille adaptée à une faible intensité lumineuse présente à cette lumière atténuée une énergie assimilatrice toujours plus forte que celle de toute autre feuille développée à une lumière plus intense.

II. — ÉNERGIES ASSIMILATRICES PRÉSENTÉES A DEUX ÉCLAIREMENTS EXTRÊMES (L'UN TRÈS FORT, L'AUTRE TRÈS FAIBLE), DE LA FEUILLE DÉVELOPPÉE AU TRÈS FAIBLE ÉCLAIREMENT.

La structure prise par la feuille développée à une lumière atténuée favorisant toujours l'énergie assimilatrice dans le cas d'assimilation à une faible intensité lumineuse est encore avantageuse dans le cas d'assimilation à la lumière solaire directe (voir, chap. III, valeur de CO_2 gramme-heure pour la feuille développée à l'éclairément III et assimilant à l'éclairément V); mais ceci n'est vrai que dans certaines limites.

Voici une expérience type qui nous renseigne sur ce sujet.

Prenons la feuille développée à l'éclairément I et comparons la valeur de son énergie assimilatrice à cette même intensité lumineuse I et à la lumière directe.

Les résultats obtenus sont les suivants :

1^o Feuille de plante développée à l'éclairément I mise à assimiler à l'éclairément I.

ombrophiles et ombrophobes (*Revue gén. de botanique*, t. XVII, 1905). — La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne (*Revue gén. de botanique*, t. XX, 1908).

$$p=6,4; \quad v=5; \quad d=2; \quad m=7,70; \quad t=18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	453,0
Volume après absorption par KOH.....	420,4
CO ²	32,6
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	7,10
CO ² gramme-heure.....	1,99

2° Feuille de plante développée à l'éclairement I mise à assimiler à l'éclairement V.

$$p=7; \quad v=5; \quad d=2; \quad m=7,70; \quad t=18^{\circ}.$$

Prise d'essai : volume initial.....	457,1
Volume après absorption par KOH.....	423,3
CO ²	33,8
CO ² p. 100 ou <i>m'</i>	7,39
CO ² gramme-heure.....	1,11

Si nous rapprochons les résultats 1 et 2, nous voyons que pour la feuille développée à l'éclairement I l'énergie assimilatrice à la plus faible intensité lumineuse est de 1,99 et cette énergie à la plus forte intensité lumineuse est seulement de 1,11; c'est donc à la plus faible intensité lumineuse, qui est celle à laquelle la feuille s'est formée, que l'énergie assimilatrice est la plus forte.

La proposition suivante peut être établie : quand on transporte pour l'assimilation une feuille développée à un faible éclairement à une intensité lumineuse plus forte, il n'y a pas toujours augmentation de l'énergie assimilatrice. Pour certaines feuilles il existe, au point de vue de l'énergie assimilatrice, un optimum d'éclairement qui est inférieur à l'éclairement solaire direct.

III. — ÉNERGIE ASSIMILATRICE COMPARÉE AUX ÉCLAIREMENTS EXTRÊMES (I ET V) DE FEUILLES DÉVELOPPÉES A L'ÉCLAIREMENT I ET DE CELLES DÉVELOPPÉES A L'ÉCLAIREMENT V.

Nous reprendrons simplement ici, en partie, les résultats consignés dans les deux premiers paragraphes du présent chapitre; ces résultats sont absolument comparables, car ils ont été obtenus dans une même série d'expériences faites le même jour et en même temps.

Voyons d'abord la valeur de l'énergie assimilatrice de la

feuille développée à l'éclairement I aux intensités lumineuses I et V (§ II). Ces valeurs sont respectivement représentées par les nombres 1,99 et 1,11.

Quant à la valeur de l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement V, à l'intensité lumineuse I (§ I), cette valeur est représentée par le nombre 1,04. A l'intensité lumineuse V, cette valeur est représentée par le nombre 6 (ce chiffre étant une moyenne calculée d'après les résultats d'un certain nombre d'expériences).

Disposons en un tableau, pour plus de clarté, ces divers résultats :

ÉCLAIREMENT auquel les feuilles se sont développées.	ÉCLAIREMENT auquel l'assimilation a été mesurée.	VALEUR de CO ² gramme-heure.
Éclairement I.....	Éclairement { I	1,99
— V.....	— { I	1,04
— I.....	— { V	1,11
— V.....	— { V	6,00

Par ce tableau on voit que si on compare les feuilles développées aux éclairagements I et V à l'intensité lumineuse d'assimilation I, c'est la feuille développée à l'éclairement I qui possède la plus forte énergie assimilatrice; que si on compare ces deux mêmes feuilles, à l'intensité lumineuse d'assimilation V, c'est au contraire la feuille développée à l'éclairement V qui possède la plus forte énergie assimilatrice. Ceci démontre clairement que lorsqu'on veut comparer deux feuilles données au point de vue de l'énergie assimilatrice, l'intensité lumineuse à laquelle sont faites les mesures d'assimilation n'est pas indifférente et qu'elle doit être au contraire nettement déterminée et indiquée dans l'exposé des résultats; ces résultats — énergie assimilatrice plus forte pour l'une ou l'autre des feuilles — n'ont de valeur rigoureuse que pour l'intensité lumineuse à laquelle les expériences ont été faites.

Cela revient aussi à dire que, pour comparer l'énergie assimilatrice de deux feuilles vivant dans des milieux différents, il faudrait comparer cette énergie assimilatrice non pas à une

même intensité lumineuse plus ou moins arbitrairement choisie, mais aux intensités lumineuses sous lesquelles chacune de ces feuilles s'est développée.

Il faudrait donc, avant toute expérience, déterminer pour ces feuilles ce que Wiesner appelle « Lichtgenuss », ce qui n'est autre chose que la valeur de l'intensité lumineuse qui leur est habituellement dispensée et qui a déterminé leur structure et leur contenu chlorophyllien.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS. CONCLUSIONS

I. — INFLUENCE DE L'ÉCLAIREMENT SUR LA PRODUCTION DE SUBSTANCE FRAICHE ET DE SUBSTANCE SÈCHE, AINSI QUE SUR L'ASPECT EXTÉRIEUR.

A. *Plante entière.* — Les faits de morphologie externe que nous avons recueillis confirment, en apportant un supplément de précision les résultats exposés par plusieurs auteurs. Leur ensemble montre que les variations de l'intensité lumineuse affectent différemment les espèces.

Nous avons étudié deux types de plantes dont l'un, type de plante de soleil (*Pisum sativum*), ne supporte qu'une diminution relativement faible de l'éclairement solaire direct : cette diminution étant égale au quart de cet éclairement. Avec une pareille diminution de lumière, l'individu végète, fleurit et fructifie normalement ; mais son poids sec total est très sensiblement diminué, il représente seulement les deux tiers du poids sec total des individus vivant à la lumière solaire directe. Donc, l'intensité lumineuse diminuant d'un quart, le poids sec total est diminué d'un tiers.

Si la diminution de lumière passe du quart à la moitié, la floraison se produit, mais la fructification n'a pas lieu, et pour une diminution de lumière égale aux deux tiers de la lumière naturelle, il n'y a plus qu'une végétation malade. Cet état maladif, peu sensible pour les premières feuilles développées, va en s'accroissant à mesure que la plante vieillit.

Le second type, type de plante d'ombre (*Teucrium Scorodonia*), supporte une diminution beaucoup plus grande de

l'éclairement solaire direct sans souffrir d'une manière visible ; la végétation normale se poursuit avec une diminution égale aux deux tiers de la lumière solaire directe ; mais à cette intensité lumineuse atténuée, le poids sec total n'est plus que le *quart* de celui obtenu pour les individus vivant à la lumière solaire directe.

Comme précédemment, à une diminution donnée de la lumière naturelle correspond une diminution relative plus grande de poids sec.

Pour cette plante du second type, avec un éclairement faiblement atténué (diminution d'un quart de la lumière solaire), on ne constate pas de différence entre le poids sec obtenu avec les individus développés à cet éclairement et celui obtenu avec les individus développés à la lumière solaire directe.

Il y a là véritablement — par l'augmentation de la chlorophylle et les modifications de structure — compensation intégrale de la diminution d'intensité lumineuse.

Mais si les poids de substance sèche sont identiques, la forme extérieure de ces plantes est modifiée et, en particulier, les proportions relatives de l'appareil aérien (tiges et feuilles) et de l'appareil souterrain sont différentes : une diminution de lumière est favorable à l'augmentation du poids des tiges et des feuilles.

En résumé, avec une diminution de lumière égale au *quart* de la lumière naturelle, le type de soleil (*Pisum sativum*) conserve une végétation d'apparence normale accompagnée cependant d'une diminution dans le poids sec. Chez le type d'ombre (*Teucrium Scorodonia*) à cette même lumière la végétation est aussi d'apparence normale ; mais le poids sec total ne change pas ; seul change et augmente le poids sec de l'appareil aérien.

Avec une diminution de lumière égale au *tiers* de la lumière naturelle, la végétation normale cesse chez la plante de soleil ; elle se poursuit au contraire chez la plante d'ombre, mais on voit à ce moment le poids sec de cette dernière diminuer.

Enfin pour la plante d'ombre, avec une diminution de lumière égale aux *deux tiers* de la lumière solaire directe, tandis que la végétation d'apparence normale se maintient encore, le poids de la substance sèche continue à diminuer.

B. *Feuille*. — Les optima lumineux pour le développement

de la feuille (et par là il faut entendre son poids sec) ne coïncident pas avec ceux de la plante entière.

Pour le *Pisum sativum* l'optimum de développement de la feuille se trouve aux éclairéments IV et V; tandis que l'optimum de développement de la plante entière se trouve à l'éclairément V.

Il y a, aux deux éclairéments les plus intenses (IV et V), égalité de poids des feuilles formées, avec tendance à une plus grande surface du limbe à l'éclairément IV qu'à l'éclairément V, tandis que pour la plante entière le poids sec est notablement plus fort à l'éclairément V.

Aux éclairéments plus faibles (II et III) la feuille, comme la plante entière, diminue en même temps de poids et de surface.

Pour le *Teucrium Scorodonia*, le poids de la feuille atteint son maximum à l'éclairément III, tandis que le poids de la plante entière atteint son maximum aux éclairéments IV et V. L'optimum lumineux pour le développement de la feuille est ici, bien plus que pour le *Pisum sativum*, différent de celui de la plante entière et représenté par une *intensité plus faible*.

La discordance des optima lumineux pour le développement de la feuille et pour celui de la plante entière, montre qu'il ne sera pas possible de déduire de la valeur de l'énergie assimilatrice d'une feuille, celle de la plante entière et de prévoir l'augmentation du poids sec de cette dernière.

L'énergie assimilatrice d'une feuille rendrait seulement assez bien compte du poids sec de cette feuille.

Au point de vue de l'influence de l'éclairément sur le développement de la feuille, un fait important est encore à retenir : c'est l'amaigrissement progressif du limbe de la feuille avec la diminution de l'intensité lumineuse. Cette diminution de l'épaisseur du limbe est corrélative d'un étalement de la feuille en surface et paraît être une adaptation à une faible intensité lumineuse. L'augmentation de la surface du limbe est limitée pour le *Pisum sativum* au cinquième de la surface d'un même poids de feuille développée à la lumière solaire naturelle.

Pour le *Teucrium Scorodonia* la surface du limbe atteint le double de la surface d'un même poids de feuille développée à la lumière solaire directe.

II. — VARIATION DES PROPORTIONS DE CHLOROPHYLLE.

La méthode colorimétrique, qui nous paraît, sous réserve des précautions indiquées (entre autres, établissement d'une courbe de correspondance entre les épaisseurs de solutions observées au colorimètre et les quantités relatives de chlorophylle), une méthode simple, rapide et suffisamment exacte, nous a permis d'établir les variations de la chlorophylle sous les différentes intensités lumineuses.

Les résultats obtenus sont les suivants :

1^o La quantité de chlorophylle dans les feuilles d'une même espèce n'est pas constante. Mais elle varie avec l'éclairement sous lequel les individus auxquels ces feuilles appartiennent sont cultivés.

Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Lubimenko (1). Les quantités maxima de chlorophylle se trouvent chez les feuilles développées à la lumière solaire atténuée.

L'éclairement optimum a été l'éclairement III pour le *Pisum sativum*, c'est-à-dire un éclairement d'une intensité égale à celle de la moitié de l'éclairement solaire direct. L'optimum lumineux pour le *Teucrium Scorodonia* (espèce riche en chlorophylle) est représenté par les éclairéments II-III.

Pour le *Pisum sativum*, à l'éclairement II la quantité de chlorophylle diminue, et cette diminution est en rapport avec l'état de végétation peu active de la plante à cet éclairement.

2^o La quantité maxima de chlorophylle produite à l'éclairement le plus favorable est plus élevée chez le *Teucrium Scorodonia* que chez le *Pisum sativum*; cette quantité est représentée par le nombre 48 pour la première espèce et par le nombre 32 pour la seconde.

3^o Pour les différentes intensités lumineuses, le *Teucrium Scorodonia* possède une échelle de variations de la teneur en chlorophylle (30-48) beaucoup plus étendue que celle du *Pisum sativum* (28-32); or cette échelle de variations plus étendue se superpose chez la première espèce à une plasticité plus grande

(1) LUBIMENKO, Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses (*Ann. des sciences nat.*, 9^e série).

des tissus et nous avons vu que cet ensemble de variations a coïncidé avec une identité des énergies assimilatrices.

D'ores et déjà on peut prévoir les facultés plus grandes d'adaptation du *Teucrium Scorodonia* aux diverses intensités lumineuses.

4° Enfin nos résultats établissent qu'à la lumière solaire directe les deux espèces ont des quantités très voisines ou identiques de chlorophylle.

La numération des chloroleucites chez une espèce et l'examen microscopique chez les deux espèces étudiées confirment l'opinion de Lubimenko sur le rôle de la concentration du pigment chlorophyllien dans l'assimilation. C'est la concentration du pigment vert dans les chloroleucites, c'est-à-dire la plus grande coloration de ces chloroleucites plutôt que leur nombre qui détermine la plus grande teneur d'une feuille en chlorophylle.

III. — VARIATIONS DE L'ÉNERGIE ASSIMILATRICE.

Les mesures de l'énergie assimilatrice que nous avons effectuées nous ont donné les résultats généraux suivants :

A. *Assimilation des différentes feuilles aux éclairéments sous lesquels elles se sont développées.* — Dans ces mesures d'assimilation les feuilles développées à des éclairéments différents ont été mises à assimiler respectivement aux éclairéments sous lesquels elles se sont développées.

Les résultats obtenus ont été différents avec les espèces en expérience.

Pour le *Pisum sativum*, les feuilles développées aux éclairéments IV et V et assimilant à ces mêmes éclairéments respectifs ont une énergie assimilatrice semblable.

Aux éclairéments faibles II et III l'énergie assimilatrice est beaucoup plus faible qu'aux éclairéments IV et V. Si l'on compare des feuilles développées aux éclairéments forts IV et V, et assimilant à ces mêmes éclairéments forts, à des feuilles développées aux éclairéments faibles II et III, et assimilant à ces mêmes éclairéments faibles, on constate une chute très accusée de l'énergie assimilatrice, montrant nettement la non-adaptation à de faibles lumières des feuilles qui s'y sont développées.

A une chute d'intensité lumineuse de grandeur donnée correspond une chute d'énergie assimilatrice de même grandeur.

Pour le *Teucrium Scorodonia*, si l'on considère des feuilles d'individus jeunes, les feuilles développées aux éclaircissements III, IV et V et assimilant à ces mêmes éclaircissements respectifs ont une énergie assimilatrice semblable. Si l'on considère des feuilles d'individus adultes, même la feuille développée à l'éclaircissement II et assimilant à cet éclaircissement a une énergie assimilatrice semblable à celle des feuilles développées aux éclaircissements III, IV et V et assimilant à ces mêmes éclaircissements.

On peut en conclure que les modifications de structure ainsi que les changements de concentration de la chlorophylle déterminés par le développement à un éclaircissement faible permettent à la feuille de s'adapter à ces faibles éclaircissements, et à une chute d'intensité lumineuse très forte ne correspond pas, comme chez le *Pisum sativum*, une chute d'énergie assimilatrice.

On peut rappeler ici qu'aux éclaircissements faibles, la surface des feuilles augmente et qu'en particulier à l'éclaircissement II la surface de la feuille est, pour un même poids, le double de celle de la feuille développée à l'éclaircissement V.

Il faut vraisemblablement attribuer, pour une grande part, à la forme particulière prise par la feuille la valeur de l'énergie assimilatrice constatée. Cet étalement des tissus semble permettre — même à une faible lumière — d'impressionner complètement les diverses assises chlorophylliennes.

Nous pourrions conclure des deux séries d'expériences que nous venons de rappeler que si l'on cultive des plantes à des intensités lumineuses différentes, les feuilles dissemblables qui se sont développées à ces intensités peuvent avoir, si elles sont susceptibles de s'adapter complètement, des énergies assimilatrices semblables.

Ces énergies assimilatrices semblables ont une valeur voisine d'une valeur maxima limite; cette valeur limite étant la valeur de l'énergie assimilatrice à un *fort éclaircissement naturel* de la feuille développée à cet éclaircissement.

Le fait que la valeur limite est atteinte caractérise l'adaptation complète d'une feuille à une intensité lumineuse donnée.

C'est ainsi que nous voyons à l'état adulte :
 Le *Pisum sativum* adapté à l'éclairement IV ;
 Le *Teucrium Scorodonia* adapté aux éclairéments II, III et IV ;
 De l'adaptation de la feuille à une intensité lumineuse donnée
 se déduit l'adaptation de la plante. Nous savons que :

L'éclairement IV représente les $\frac{3}{4}$ de la lumière solaire,

—	III	—	la moitié	—
—	II	—	le tiers	—

Nous pouvons ainsi préciser quelque peu le qualificatif de plante d'ombre ou de soleil. La plante d'ombre peut supporter une perte de lumière très forte ; égale aux deux tiers de celle habituellement dispensée dans son aire de distribution. Exemple : *Teucrium Scorodonia*.

La plante de soleil sera celle susceptible de ne compenser qu'une perte de lumière relativement faible. Exemple : *Pisum sativum*, qui supporte seulement une diminution d'intensité lumineuse égale au quart de la lumière solaire habituellement dispensée.

B. *Assimilation à la lumière solaire directe de feuilles développées à différents éclairéments.* — L'assimilation a été mesurée, pour toutes les feuilles, à une même intensité lumineuse, qui a été la lumière solaire directe assez intense dispensée aux environs de midi en août et septembre.

Les quatre feuilles provenant chacune de l'un des éclairéments II, III, IV, V, mises à assimiler différaient entre elles par leur structure et par leur contenu chlorophyllien.

Pour le *Pisum sativum*, à un moment donné de l'évolution de la plante (floraison), la feuille développée à l'éclairement III a fourni une énergie assimilatrice supérieure à celle de la feuille développée à la lumière solaire directe.

Pour le *Teucrium Scorodonia*, le même phénomène a été constaté à tous les stades du développement considéré pendant la première année de végétation.

Nous sommes donc amenés à conclure qu'une feuille développée à un faible éclairement peut avoir, à un éclairement fort, une énergie assimilatrice supérieure à celle de la feuille développée à cet éclairement plus fort.

A quoi est dû ce phénomène? Très probablement à la plus forte proportion de la chlorophylle qui s'est développée grâce à la faible lumière dans laquelle la plante a vécu et qui se trouve entièrement utilisée par l'exposition momentanée de la feuille à la lumière solaire directe.

La règle qui vient d'être formulée ci-dessus n'est cependant pas générale. Pour des feuilles trop jeunes, et aussi lorsque la feuille est soumise à un éclaircissement faible trop éloigné de son optimum lumineux de développement, la surproduction de chlorophylle qui a lieu est mal utilisée lorsque, pour mesurer l'assimilation, on transporte la feuille à un fort éclaircissement. L'énergie assimilatrice de la feuille reste alors inférieure à celle de feuilles développées à une plus forte intensité lumineuse et contenant moins de chlorophylle.

Dans ces dernières conditions, deux facteurs paraissent intervenir dans l'assimilation chlorophyllienne pour en diminuer la valeur à un fort éclaircissement. Ces deux facteurs sont la structure et l'activité propre du protoplasma; leur action présente des intensités différentes aux divers moments de la vie de la plante.

Au début du développement, le facteur structure paraît être surtout en cause; la simplicité excessive des tissus fait que la chlorophylle mal protégée est détruite par un excès de lumière lorsque la feuille est transportée d'un faible éclaircissement à un fort éclaircissement lors de l'assimilation. Plus tard, la feuille a bien acquis les tissus protecteurs nécessaires; mais la plante, trop éloignée de son optimum lumineux, ne montre qu'une végétation malade et paraît atteinte dans l'activité propre de son protoplasma.

Dans ses recherches sur l'énergie assimilatrice à la lumière solaire directe de feuilles développées à l'ombre et au soleil (1), Géneau de Lamarlière a conclu à ce que l'énergie assimilatrice des feuilles développées au soleil était toujours plus forte que celle des feuilles développées à l'ombre.

Une partie de nos résultats est en contradiction avec ces conclusions.

L'explication de cette contradiction se trouve dans ce fait que Géneau de Lamarlière n'a étudié à la lumière solaire directe

(1) *Loc. cit.*

que l'énergie assimilatrice de feuilles développées à deux intensités lumineuses très éloignées l'une de l'autre, tandis que dans nos expériences l'énergie assimilatrice, mesurée à la lumière solaire directe, a été déterminée sur des feuilles développées à un plus grand nombre d'intensités lumineuses (quatre) pour une échelle de variations identique. Nous avons donc employé des intensités intermédiaires que n'avait pas Gêneau de Lamarlière.

En comparant l'épaisseur des limbes des feuilles d'une même espèce développées à l'ombre et au soleil données par cet auteur dans son mémoire, on voit que ces épaisseurs sont, pour les feuilles développées à l'ombre, le plus souvent le double des épaisseurs des mêmes feuilles développées au soleil. Nous obtenons dans nos expériences une pareille modification morphologique à l'éclairement II pour le *Teucrium Scorodonia*. Nous pouvons admettre que le mot « ombre » employé par Gêneau de Lamarlière définit une intensité lumineuse à peu près égale à celle de notre éclaircissement II.

Or, à cet éclaircissement II, les feuilles de *Pisum sativum* et celles de *Teucrium Scorodonia* qui s'y sont développées possèdent, à la lumière solaire directe, une énergie assimilatrice *toujours plus faible* que celle des feuilles développées au soleil (éclaircissement V), et ceci alors est conforme aux conclusions de Gêneau de Lamarlière.

Mais les feuilles développées aux éclaircissements plus faiblement atténués III et IV ont le plus souvent donné, à la lumière solaire directe, des valeurs de l'énergie assimilatrice plus forte que celle des plantes développées à cette même lumière solaire directe. Nous avons exposé les raisons qui nous ont paru expliquer les faits ainsi constatés. Ces faits sont en contradiction avec les conclusions de Gêneau de Lamarlière; mais ils se sont produits dans des expériences qui ne sont pas comparables et ils montrent seulement qu'il faut donner aux conclusions émises par l'auteur que nous citons un sens plus restrictif que celui qu'il leur avait attribué.

Nous ne dirons pas avec lui que les feuilles développées au soleil possèdent, à une même intensité lumineuse (lumière solaire directe), une énergie assimilatrice plus forte que celle des feuilles

développées à l'ombre ; mais nous distinguerons deux cas dans la comparaison des feuilles développées au soleil avec celles développées à une lumière atténuée.

1^o L'atténuation de l'intensité lumineuse est très forte ; la feuille s'est développée très loin de son optimum lumineux (éclairage II). Les conclusions de Gêneau de Lamarlière sont applicables : les feuilles développées à la lumière solaire directe possèdent à cette même intensité lumineuse une énergie assimilatrice *plus forte* que celle des feuilles développées à la lumière fortement atténuée.

2^o L'atténuation de l'intensité lumineuse est moindre ; l'éclairage auquel la feuille s'est développée est relativement peu éloigné de son optimum lumineux (éclairage III). Les conclusions de Gêneau de Lamarlière ne peuvent s'appliquer : la feuille développée à cette lumière atténuée possède, à la lumière solaire directe, une énergie assimilatrice *plus forte* que celle de la feuille développée à cette même lumière solaire directe.

IV. — STRUCTURE ET ASSIMILATION.

Les derniers chapitres de ce travail ont eu pour but de mettre en évidence certains des rapports existants entre la structure et l'assimilation. Un des premiers facteurs qui interviennent pour déterminer la valeur de l'énergie assimilatrice — cela a été mis en évidence plusieurs fois dans le cours de ce mémoire — est la proportion de la chlorophylle. Mais des feuilles renfermant des quantités égales de chlorophylle peuvent présenter, à une même intensité lumineuse, des énergies assimilatrices différentes.

Le facteur « structure », dans plusieurs cas, paraît alors intervenir. Nous pouvons choisir, dans les différentes structures constatées, trois types assez bien définis : deux types extrêmes, l'un de feuilles développées à la lumière solaire directe, que nous appellerons S (soleil) ; l'autre de feuilles développées à une lumière très fortement atténuée, que nous appellerons O (ombre) ; un troisième type, qui sera intermédiaire et que nous désignerons par la lettre I.

Dans la structure du type S, qui est donc celle de feuilles déve-

loppées à la lumière solaire directe, on voit que la croissance de la feuille s'est effectuée beaucoup en épaisseur. Une coupe transversale montre des assises palissadiques bien différenciées et un appareil protecteur bien développé. Les feuilles ayant cette structure assimilent fortement à la lumière solaire directe, mais assimilent peu aux faibles intensités lumineuses.

Dans la structure du type O, appartenant aux feuilles développées à une très faible intensité lumineuse, la feuille s'est étalée davantage en surface. On ne rencontre pas d'assises palissadiques nettement formées, mais souvent un parenchyme entièrement lacuneux; le tissu protecteur est très peu développé. Les feuilles possédant cette structure assimilent moins activement à la lumière solaire directe qu'aux faibles intensités lumineuses.

D'autre part, si on compare les feuilles de structure O aux feuilles de structure S, on constate :

1^o Qu'aux très faibles intensités lumineuses, les premières (O) assimilent plus activement que les secondes (S).

2^o Qu'aux fortes intensités lumineuses, les premières (O) assimilent moins activement que les secondes (S).

Les feuilles de structure O ont donc pour l'assimilation un optimum lumineux représenté par un éclaircissement plus faible que la lumière solaire directe.

Dans la structure intermédiaire I, appartenant aux feuilles développées à une intensité lumineuse moyenne, le tissu palissadique est moins différencié que dans la feuille S et plus différencié que dans la feuille O. D'autre part, le tissu protecteur est moyennement développé. Les feuilles ayant cette structure, comme les feuilles de structure S, assimilent plus fortement à la lumière solaire directe qu'à une très faible intensité lumineuse ; mais, si on compare la feuille de structure I à la feuille de structure S, on constate :

1^o Qu'aux intensités lumineuses moyennes, les premières (I) assimilent plus que les secondes (S).

2^o Qu'aux fortes intensités lumineuses, les premières (I) assimilent aussi plus que les secondes (S).

3^o Que même l'énergie assimilatrice des feuilles I, à une

intensité lumineuse moyenne, atteint l'énergie assimilatrice des feuilles S à la lumière solaire directe.

Cette structure intermédiaire I se montre donc comme la structure la plus avantageuse, puisque à une intensité lumineuse relativement faible elle donne à la feuille une énergie assimilatrice égale à celle que donne la structure S à la lumière solaire directe, et qu'à la lumière solaire directe, la valeur de l'énergie assimilatrice de la feuille à structure I est plus grande que celle de la feuille à structure S. Mais cette structure I ne peut se produire et se maintenir qu'à une intensité lumineuse atténuée: dans la nature, elle ne peut que permettre à la feuille de compenser la perte de lumière qu'elle peut être amenée à subir. Dès que l'intensité lumineuse dans laquelle vit la plante augmente, cette structure disparaît.

Les feuilles d'arbrisseaux développés à l'ombre des arbres de haute futaie prennent cette structure I.

Nous avons vu que, selon que l'on compare les feuilles à structure S et O à une forte ou à une faible intensité lumineuse, l'énergie assimilatrice de l'une est tantôt plus forte, tantôt plus faible que celle de l'autre.

On peut dire que comparer deux feuilles d'une même espèce, plus ou moins différentes parce qu'elles se sont développées à des éclairagements différents, à une intensité lumineuse arbitrairement choisie, n'est pas une opération rationnelle qui puisse rendre compte de l'énergie assimilatrice relative des deux feuilles; il faut comparer ces deux feuilles respectivement aux intensités lumineuses sous lesquelles elles se sont formées et auxquelles elles assimilent pendant la durée de leur développement.

Si ces intensités lumineuses ne sont pas trop éloignées de l'optimum lumineux pour le développement de la plante, on devra obtenir des valeurs à peu près semblables.

Sous cette condition, on pourrait dire que le facteur structure multiplié par le facteur intensité lumineuse égale une constante.

La feuille s'adapte en effet — dans certaines limites — aux éclairagements sous lesquels elle se développe; ce sont ces éclairagements qui déterminent la structure. A son tour, cette struc-

ture intervient dans l'assimilation et contribue à réaliser, sous la lumière habituellement reçue, l'énergie assimilatrice propre à l'espèce.

Les structures considérées S, O et I sont les structures adaptées aux intensités lumineuses reçues pendant le développement ; ce sont les structures qui réalisent pour les plantes les conditions d'existence les plus favorables sous leurs éclairagements respectifs. Ainsi les feuilles à structure O et I donneront toujours, aux intensités lumineuses qui y correspondent et qui sont plus faibles que celles auxquelles vivent les feuilles à structure S, une valeur de l'énergie assimilatrice plus grande que la feuille S.

Il y a, par rapport aux intensités lumineuses sous lesquelles vivent les plantes ce qu'on pourrait appeler une spécificité des tissus.

Plusieurs expériences relatées au chapitre IV ont montré que des feuilles développées à de faibles intensités lumineuses (par exemple : *Pisum sativum* développé à l'éclairement II) n'atteignaient jamais, à la lumière solaire directe qu'une valeur de l'énergie assimilatrice très faible. Or les feuilles considérées appartenaient à des plantes cultivées loin de leur optimum lumineux. Leurs fonctions physiologiques sont ralenties et, malgré une proportion de chlorophylle forte, une structure normale, l'énergie assimilatrice reste faible. On pourrait expliquer ce fait en faisant intervenir l'activité propre du protoplasme qui, chez cette feuille de *Pisum sativum* développée à un faible éclaircissement, serait peu intense.

L'énergie assimilatrice de différentes feuilles d'une même espèce paraît donc au moins soumise aux facteurs suivants :

1^o Intensité lumineuse à laquelle a lieu l'assimilation.

2^o Intensité lumineuse de développement sous la dépendance de laquelle se trouvent : 1^o la proportion de chlorophylle ; 2^o la structure ; 3^o l'activité propre du protoplasma.

Conclusions générales. — L'ensemble de nos expériences faites avec détail sur deux plantes prises comme types a donné des résultats qui sont certainement susceptibles d'une certaine généralisation. Ces résultats montrent que les différentes espèces végétales à chlorophylle doivent présenter dans la

nature, en ce qui concerne leur assimilation chlorophyllienne des capacités d'adaptation à l'éclairement très différentes. Ces capacités d'adaptation doivent être en rapport — toutes autres conditions égales d'ailleurs — avec l'aire d'extension de ces espèces, aux diverses luminosités naturelles.

Un certain nombre d'espèces doivent être analogues au *Teucrium Scorodonia*, c'est-à-dire capables de réagir contre un éclairement faible, de manière à rétablir la même énergie assimilatrice que celle qui se produit en pleine lumière. D'autre part, l'assimilation chlorophyllienne jouant un rôle considérable dans la physiologie des végétaux, on peut déduire de ce qui précède que les plantes qui sont susceptibles d'adapter leur assimilation à des éclairagements très différents pourront effectuer leur évolution complète, germer, fleurir et fructifier aussi bien à l'ombre qu'au soleil.

D'autres au contraire, comme le *Pisum sativum*, ne peuvent s'adapter à la lumière atténuée qu'entre des limites d'intensité lumineuse plus restreintes et plus voisines de la lumière maxima. Lorsqu'elles végètent dans une ombre trop épaisse, elles ont toutefois une tendance à réagir contre cette lumière insuffisante; mais elles n'arrivent pas à fleurir normalement et à fructifier.

Il existe sans doute des espèces qui ne sont adaptables qu'à des intensités lumineuses très faibles, car on ne les trouve dans la nature que dans les endroits peu éclairés (ex.: *Poa nemoralis*, certaines Fougères, etc.).

En outre, chaque espèce végétale, dans la limite où elle peut supporter les variations de lumière, tend par la modification de sa forme et de sa structure, ainsi que par les variations des proportions de la chlorophylle, à atteindre pour l'assimilation une valeur, toujours la même, qu'on pourrait appeler la constante spécifique de l'action chlorophyllienne.

D'autre part, nos expériences ont montré :

1° Qu'une feuille développée à un faible éclairement peut, à la lumière solaire directe, assimiler davantage qu'une feuille développée à un éclairement plus fort; nous avons fixé les limites dans lesquelles cette proposition peut être vraie.

2° L'adaptation de la structure de la feuille à la lumière

qu'elle reçoit et la supériorité d'une structure sur une autre au point de vue de l'énergie assimilatrice pour des valeurs déterminées de l'intensité lumineuse (1).

(1) Au moment de la mise en pages, nous avons connaissance du mémoire de Wilhelm Plester (*) sur l'assimilation et la respiration dans les variétés d'une même espèce qui se distinguent par la coloration de leurs feuilles. — Plester a, comme nous, déterminé à la balance des poids frais et des poids secs de feuilles et de plantes entières, compté des feuilles, mesuré des surfaces et dosé au moyen du colorimètre la chlorophylle. Il s'est occupé de plus des cendres et en a déterminé avec le poids, la composition qualitative. Au point de vue des fonctions physiologiques, il a mesuré la valeur de l'énergie assimilatrice, et cela par l'augmentation du poids sec de moitiés de feuilles; l'une de ces moitiés étant séparée de la plante et pesée, l'autre moitié restant sur la plante et continuant à assimiler, un séjour préalable à l'obscurité des deux moitiés de feuilles les ayant débarrassées toutes deux de leurs hydrates de carbone. La valeur de l'énergie respiratoire a été déterminée par titrage, avant et après respiration, d'une solution de baryte sur laquelle passait l'air chargé de CO_2 exhalé par la plante. Ce qui nous intéresse plus particulièrement dans les résultats obtenus par Plester, c'est que, ayant trouvé pour les variétés vert pâle de *Mirabilis Jalapa* une certaine concentration chlorophyllienne, il n'a pas obtenu une augmentation de poids sec et par suite une valeur de l'énergie assimilatrice proportionnelle. La valeur de l'énergie assimilatrice trouvée a été plus forte que ce qu'elle aurait dû être avec la proportion de chlorophylle constatée. Un nouveau facteur était intervenu : l'augmentation de la surface de la feuille par rapport à un même poids frais de cet organe. D'autre part, les feuilles du *Catalpa atropurpurea*, rouges dans leur jeunesse, perdirent complètement leur anthocyane lorsqu'elles furent complètement développées, et alors le contenu chlorophyllien fut trouvé plus abondant que pour la feuille verte normale et aussi l'énergie assimilatrice plus élevée. Nos résultats viennent confirmer et préciser ceux obtenus par Plester. Nous avons vu que, lorsqu'on supprimait à la plante une certaine quantité de lumière, elle réagissait, essayant de s'adapter par l'augmentation de la chlorophylle, par l'étalement de ses tissus en surface, et cela tant que la valeur de l'assimilation n'avait pas atteint — à la lumière où la plante était cultivée et où son énergie assimilatrice était mesurée — la valeur de l'assimilation de la feuille normale à la lumière normale. Dans presque toutes les expériences de l'auteur cité, ce n'est pas la quantité de lumière qui est diminuée, mais la quantité de chlorophylle (feuilles de *Chlorina*) et l'étalement en surface se produit encore. Quand, indirectement, c'est la lumière qui est diminuée (feuilles rouges de *Catalpa* où l'anthocyane forme écran), il se développe une forte proportion de chlorophylle qui, lorsque la feuille est devenue verte et largement éclairée, provoque une forte énergie assimilatrice. Tout ceci vient à l'appui de nos conclusions de la page 108 : dans le phénomène assimilateur, la concentration chlorophyllienne, la structure (étalement en surface), l'intensité lumineuse sont liées. Ces trois facteurs, le protoplasma n'étant pas atteint, se suppléent — mais seulement dans certaines limites — pour maintenir constante et voisine du taux normal de l'espèce, l'énergie assimilatrice de l'individu.

(*) Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Breslau, 1912.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

MINÉRALOGIE. — Gites platinifères.

ZOOLOGIE. — Développement de l'amphioxus.

Vu et approuvé : Paris, le 22 juillet 1912.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

PAUL APPELL.

Vu et permis d'imprimer : Paris le 22 juillet 1912.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

